

Universidade Federal do Rio de Janeiro

**Padrão vocal de reconhecimento específico em
Troglodytes musculus (Aves: Passeriformes:
Troglodytidae) no Rio de Janeiro**

Carlos Bizarro Esteves

2005



Padrão vocal de reconhecimento específico em *Troglodytes musculus* (Aves: Passeriformes: Troglodytidae) no Rio de Janeiro

Carlos Bizarro Esteves

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientadores: Sérgio Potsch de Carvalho-e-Silva
e Luiz Antonio Pedreira Gonzaga

Rio de Janeiro
junho de 2005

Padrão vocal de reconhecimento específico em
Troglodytes musculus (Aves: Passeriformes:
Troglodytidae) no Rio de Janeiro

Carlos Bizarro Esteves

Orientadores: Sérgio Potsch de Carvalho-e-Silva
e Luiz Antonio Pedreira Gonzaga

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

Presidente, Prof.

Prof.

Prof.

Rio de Janeiro
junho de 2005

FICHA CATALOGRÁFICA

Esteves, Carlos Bizarro.

Padrão vocal de reconhecimento específico em *Troglodytes musculus* (Aves: Passeriformes: Troglodytidae) no Rio de Janeiro/ Carlos Bizarro Esteves. - Rio de Janeiro: UFRJ/Museu Nacional, 2005.

xiv, 85 f.: il.; 30 cm.

Orientador: Sérgio Potsch de Carvalho-e-Silva

Dissertação (mestrado) - UFRJ/ Museu Nacional/ Programa de Pós-graduação em Zoologia, 2005.

Referências bibliográficas: f. 58-66.

1. Bioacústica. 2. *Troglodytes musculus*. 3. Aves. 4. Reconhecimento específico. 5. Canto. 6. Rio de Janeiro I. Carvalho-e-Silva, Sérgio Potsch de. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-graduação em Zoologia. III. Título.

RESUMO

Padrão vocal de reconhecimento específico em *Troglodytes musculus*

(Aves: Passeriformes: Troglodytidae) no Rio de Janeiro

Carlos Bizarro Esteves

Orientadores: Sérgio Potsch de Carvalho e Silva e Luiz A. Pedreira Gonzaga

Resumo da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Química Biológica, Instituto de Ciências Biomédicas, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Química Biológica.

As cambaxirras, *Troglodytes musculus*, emitem cantos muito diferentes de um indivíduo para outro, mas isso não nos impede de identificar a espécie pela voz. O objetivo deste trabalho foi descrever as principais características do canto de *T. musculus* e quantificar a variação de alguns de seus parâmetros acústicos, visando identificar aqueles possivelmente responsáveis pela transmissão da informação de reconhecimento específico. Podem-se reconhecer duas partes bem distintas no canto da cambaxirra, a primeira apresentando notas bifonadas, chiados, harmônicos densos e segmentos caóticos, e a segunda formada por trinados de notas tonais com diferentes graus de modulação de frequência, sendo a primeira parte significativamente maior que a segunda. Os trinados variaram principalmente quanto à amplitude de frequência e duração. O intervalo entre sílabas e a duração das sílabas foram os parâmetros mais conservativos nos trinados, e a frequência menor e a variação de amplitude da frequência, os mais variáveis. Na primeira parte, o parâmetro mais conservativo também foi o intervalo entre sílabas, seguindo-se a frequência dominante e a duração das sílabas. O ritmo dos trinados e a variação da frequência no tempo parecem estar relacionados à função de reconhecimento específico. A maior energia dos trinados e sua faixa de variação de frequência devem otimizar a transmissão dessa informação a longa distância. Devido à presença de estruturas acústicas com pequena capacidade de propagação, a primeira parte deve permitir apenas a comunicação a curta distância entre machos e entre machos e fêmeas. Novos estudos ainda são necessários para testar algumas dessas hipóteses sobre a comunicação sonora em *T. musculus*.

Palavras-chave: Aves; bioacústica; comunicação vocal; Oscines; reconhecimento específico; Rio de Janeiro; *Troglodytes musculus*.

Rio de Janeiro
junho de 2005

ABSTRACT

Vocal pattern of specific recognition in *Troglodytes musculus*

(Aves: Passeriformes: Troglodytidae) in Rio de Janeiro

Carlos Bizarro Esteves

Orientadores: Sérgio Potsch de Carvalho e Silva e Luiz A. Pedreira Gonzaga

Abstract da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Química Biológica, Instituto de Ciências Biomédicas, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Química Biológica.

Individuals House Wrens *Troglodytes musculus* may be recognized by voice as members of this species despite their songs differ very much from each other. In this work I described the main features of the song of *T. musculus* and quantified the variation of some of its acoustic properties, in order to look for those possibly responsible for transmitting that species-specific information. Two very distinct parts may be recognized in this species' song. The first (and significantly longer) part shows biphonated notes, buzzes, dense harmonics and chaotic segments, while the second one is composed of trills of tonal notes with variable frequency modulation. Trills varied mainly in respect to frequency range and duration. Inter-syllable interval and syllable duration were the less variable features of trills, while the minimum frequency and the variation of the frequency range varied more. Inter-syllable interval was the most conservative parameter also in the first part of songs, followed by the dominant frequency and syllable duration. The rhythm of the trills and their frequency variation over time seem to be related to the coding of species-specific information, whose long-distance transmission may be optimized by the frequency range and greater loudness of trills. Given that the first part of the song is composed of acoustic units less well suited for long-distance propagation, it is probably only or mainly used for short-distance communication between males or between males and females. New research is still needed to test some of these hypotheses on the acoustic communication of the House Wren.

Key words: Aves; bioacoustics; Oscines; Rio de Janeiro; specific recognition; *Troglodytes musculus*; vocal communication.

Rio de Janeiro
junho de 2005

Dedico este trabalho a minha mãe Cenir
e ao meu pai Carlos Batista (*in memoriam*), que
deram aos seus filhos a melhor infância
que qualquer criança poderia desejar.

AGRADECIMENTOS

Esta dissertação só pôde ser realizada devido à influência que muitas pessoas tiveram tanto na minha vida afetiva quanto profissional. Sou imensamente grato a todas elas, mas agradeço especialmente a algumas delas:

Aos Drs. Sérgio Potsch de Carvalho e Silva pela orientação e Luiz Antonio Pedreira Gonzaga pela coorientação. Todo o aprendizado que tive sobre o universo ornitológico e da bioacústica se deve aos ensinamentos, ao apoio e carinho do meu amigo Luiz A. Pedreira Gonzaga.

Sou imensamente grato às explicações e paciência que Verônica Souza de Mota Gomes e Lais Leite Futuro me deram durante as minhas infinitas e chatas indagações sobre estatística.

A Charles Ozanick, Eduardo Esteves, Fernando Moura, Gloria Castiglioni, Luiz A. Pedreira Gonzaga, Marcos Figueiredo e Ricardo Freitas pela amizade e ajuda que me deram na dura tarefa de capturar as cambaxirras nas manhãs de muitos finais de semana no Fundão.

Ao eterno carinho da minha mãezinha Cenir que, além do amor e carinho que só uma mãe sabe dar, incentivou-me a sempre lutar por aquilo de que preciso, mesmo que para isso eu precise estar longe dos braços maternos.

Ao amor e carinho das minhas lindas irmãs Mirela e Melissa Bizarro Esteves.

A Lais L. Futuro pelo carinho, companhia e apoio doados durante boa parte em que estive produzindo este trabalho, mas principalmente aos seus olhares, abraços e infinitos sorrisos fortalecedores.

Ao meu primo, meio irmão, Carlos A. Bizarro Rodrigues pelo carinho que sempre teve por mim e pelo apoio que nunca me negou em todo esse tempo que moro na cidade do Rio de Janeiro.

Sou muito grato às minhas tias Amélia, Zélia, Silvia e Wilda Bizarro pelo carinho e apoio que sempre fizeram a diferença.

Ao grande amigo do peito Hugo Molina, pela agradável companhia nas grandes viagens, nas toçadas de “viola”, nos momentos de intensa adrenalina e também de serenidade.

Aos meus eternos amigos Douglas Shorheder (Douglinhas) e Renan Serpa de Castro (Renanzin) pela amizade pura e espontânea, que jamais esquecerei.

A André Sampaio, Daniela Vargens, Fabrina Magalhães, Franklin Noel, Fúlvia Santos, Isabella Palmié, Luciana Montel e Paula Mello pelo carinho e amizade.

A todas as pessoas do laboratório de Ornitologia da UFRJ.

A todos os cantadores de “música regional”, especialmente ao virtuoso Xangai, que sempre soou aos meus ouvidos com muita elegância e “sabiduria”.

SUMÁRIO

ÍNDICE DE FIGURAS.....xiii

ÍNDICE DE TABELAS.....xiv

1.0 **INTRODUÇÃO**.....1

 1.1 Forma e função do canto nas aves.....1

 1.2 Reconhecimento específico e individual.....2

 1.3 Transmissão do canto.....4

 1.4 Taxonomia e distribuição de *Troglodytes musculus*.....6

 1.5 Comportamento vocal de *Troglodytes musculus*.....7

 1.6 Objetivos deste estudo.....8

2.0 **MATERIAL e MÉTODOS**.....10

 2.1 Área de estudo.....10

 2.2 Gravações.....10

 2.3 Análise acústica e descrição fonética.....11

 o Nota.....13

 o Sílabas.....13

 o Trinado.....13

 o Frase.....14

 o Canto.....14

 2.4 Classificação das estruturas.....17

 2.5 Parâmetros acústicos.....17

 o Amplitude da frequência.....18

 o Frequência máxima.....19

 o Frequência mínima.....19

 o Frequência dominante.....19

 o Duração.....19

o Intervalo.....	19
2.6 Análise estatística.....	21
3.0 RESULTADOS	22
3.1 Composição dos cantos.....	22
3..1.1 Compartilhamento de sílabas.....	22
3.2 Duração dos cantos.....	27
3.3 Organização do canto.....	28
3.3.1 As partes dos cantos.....	31
3.3.1.1 Primeira parte do canto.....	31
3.3.1.1.1 Os chiados.....	32
3.3.1.1.2 Bifonação.....	33
3.3.1.1.3 Outros fenômenos acústicos.....	34
3.3.1.2 Segunda parte do canto.....	34
3.3.1.2.1 Tipos e disposição dos trinados.....	35
3.3.1.2.2 Modulação de frequência nos trinados.....	36
3.4 Coeficiente de Variação.....	37
3.4.1 Primeira parte.....	37
3.4.2 Segunda parte.....	38
4.0 DISCUSSÃO	41
4.1 O canto: composição, duração e organização.....	41
4.2 Parâmetros conservativos.....	44
4.3 Floreamento dos cantos, redundância e motivação.....	47
4.4 Transmissão através dos territórios.....	50
4.5 Considerações finais.....	54
5.0 CONCLUSÕES	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58

APÊNDICES

APÊNDICE 1: Legenda do CD de áudio com exemplos de cantos e sintaxe.....	67
APÊNDICE 2: Catálogo dos tipos de sílabas encontrados nos cantos de uma população de <i>Troglodytes musculus</i> da Ilha do Fundão, Rio de Janeiro.....	68
APÊNDICE 3: Supressão, substituição e acréscimo de sílabas nos cantos.....	77
APÊNDICE 4: Trinados medidos.....	80
APÊNDICE 5: Outros trinados avaliados.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1: Oscilograma representativo do canto de <i>T. musculus</i> e seu respectivo espectrograma, mostrando suas estruturas constituintes e os parâmetros medidos neste trabalho.....	15
FIGURA 2: Exemplo de seqüência de cantos de <i>Troglodytes musculus</i> onde dois tipos de cantos diferentes estão presentes numa mesma seqüência.....	16
FIGURA 3: Alguns fenômenos acústicos encontrados apenas na primeira parte dos cantos.....	20
FIGURA 4: Alguns exemplos de notas parecidas entre os diferentes indivíduos.....	23
FIGURA 5: Três exemplos de chiados longos.....	25
FIGURA 6: Cinco exemplos da sintaxe um de diferentes indivíduos da área de estudo.....	25
FIGURA 7: Quatro exemplos da sintaxe dois de diferentes indivíduos da área de estudo.....	27
FIGURA 8: Oscilogramas mostrando os diferentes níveis relativos de intensidade nas partes dos cantos de <i>T. musculus</i>	30
FIGURA 9: Exemplos de notas que soam como chiado, comuns na primeira parte do canto e em outros tipos de vocalizações.....	33
FIGURA 10: Variação da amplitude dos quatro parâmetros de freqüência de 26 trinados organizados segundo a ordem crescente da amplitude de variação da freqüência.....	39
FIGURA 11: Comparação dos trinados do tipo <i>longo</i> e <i>curto</i> segundo cada parâmetro acústico avaliado.....	40

ÍNDICE DE TABELAS

TABELA 1: Comparação entre a população da Ilha do Fundão e um grupo de indivíduos de outras localidades do Brasil segundo oito componentes sintáticos.....26

TABELA 2: Duração da primeira e da segunda parte dos cantos de 14 indivíduos de *T. musculus*.....28

TABELA 3: Coeficientes de variação dos parâmetros medidos da primeira parte e da segunda parte dos cantos de *Troglodytes musculus*.....37

1.0 INTRODUÇÃO

1.1 Forma e função do canto nas aves

Os cantos das aves são um importante meio de comunicação entre indivíduos co-específicos ou mesmo entre espécies diferentes. Dependendo da espécie, esses cantos podem ser de apenas um tipo ou padrão, quando os indivíduos de uma mesma espécie se diferenciam apenas por pequenas variações dos parâmetros acústicos, ou podem ser de poucos ou muitos tipos, quando as variações ocorrem de um padrão de canto para outro. Alguns Passeriformes, mais comumente na subordem Suboscines, possuem repertórios com apenas um tipo de canto, como em *Empidonax alnorum* (Hartshorne 1956, Lovell e Lein 2004), enquanto outros, principalmente Oscines, apresentam um repertório variado, composto por diferentes cantos que podem ter funções distintas.

Dentre as espécies que possuem variados tipos de cantos, duas formas básicas de cantar são encontradas: com *variação imediata* e com *variação eventual* (e.g. Hartshorne 1956, Kroodsma 1977, Kroodsma e Verner 1978, Lambrechts 1996). Na primeira forma, figurada como do tipo "ABCD...", o pássaro transmite cantos diferentes, um atrás do outro, podendo repetir ou não os cantos em diferentes momentos. Já no canto de variedade eventual, figurada como do tipo "AAA...BBB...", o pássaro emite uma seqüência de apenas um tipo de canto e em seguida, após um certo número de repetições, muda o tipo de canto que estava cantando anteriormente e introduz a repetição de um novo tipo de canto.

O canto das aves possui funções particulares, como por exemplo o canto ligado à reprodução, canto para a defesa e manutenção territorial e de identificação individual. Uma das principais funções do canto das aves é a de capacitá-las a reconhecerem os indivíduos da própria espécie (Catchpole e Slater 1995). A função de reconhecimento específico é desempenhada através de parâmetros específicos, sendo estes, principalmente, o limite de frequência, a sintaxe, a estrutura dos elementos do

canto, a qualidade acústica das notas, suas durações e a duração dos intervalos entre elas (Thorpe 1961, Becker 1982).

A emissão de sinais vocais que possibilita o reconhecimento espécie-específico é, em muitos casos, fundamental para o sucesso da comunicação. Becker (1982) julga que, por estar relacionada ao fato de que muitos sons são direcionados ao co-específico, que poderá reagir apropriadamente ao conteúdo da mensagem, a espécie-especificidade vocal é uma das características mais consistentes e notáveis das vocalizações das aves.

1.2 Reconhecimento específico e individual

Em estudos de bioacústica é comum a utilização de testes de estímulo-resposta através de experimentos com chama-eletrônica (e.g. Espmark e Fonstad 1983), que é, resumidamente, a reprodução (*playback*) de uma determinada vocalização natural ou previamente alterada para uma espécie chave (Falls 1992). Experimentos com diferentes espécies mostraram que a modificação a um certo grau de determinadas características de cantos chegava a um ponto de não haver qualquer resposta da ave testada (Falls 1992).

Sabe-se que nos cantos das aves a função de reconhecimento individual é feita pelas estruturas do canto que possuem maior variação dos seus parâmetros na população, mas uma menor variação intraindividual. A variação individual do canto é portanto um requisito para a função de reconhecimento individual pelo canto (Falls 1982).

Entretanto, o tamanho do repertório das aves, conjunto de tipos de cantos, que uma ave possui, pode dificultar o reconhecimento individual entre vizinhos ou estranhos (não vizinhos) (Falls 1982). Para Weary et al. (1990), em espécies que possuem grandes repertórios, a “assinatura do canto” do indivíduo pode estar nos desvios que as diversas características (ex. frequências) do canto têm em relação à média, assim como nas distintas formas que o indivíduo canta cada tipo de canto

dentro do seu repertório ou nas diferentes notas (estrutura básica de um canto) que compõem seus cantos. Brooks e Falls (1975c) mostraram que o reconhecimento individual e o específico podem se sobrepor para um único parâmetro no canto de *Zonotrichia albicollis*, onde a variação individual ocorre dentro dos limites da variação específica. Apesar de *Alauda arvensis* imitar o canto de outras espécies e possuir uma notável diversidade de estruturas em seus cantos, ainda assim seu canto possui características típicas da sua espécie (Aubin e Brémond 1983).

Uma importante hipótese ligada ao estudo dos sinais específicos é a das “características invariáveis”, que diz que aquelas características que variam menos intraespecificamente seriam preferencialmente utilizadas na função de reconhecimento específico (e.g. Marler 1957, Falls 1963, Emlen 1972, Brémond 1976, 1978, Beletsky et al. 1980, Becker 1982, Dabelsteen e Pedersen 1985, Catchpole e Slater 1995, Holland et al. 2000). Contrariando em parte esta hipótese, Dabelsteen e Pedersen (1985) sugeriram que tanto as características com menor limite de variação quanto aquelas com um maior limite de variação são essenciais para o reconhecimento específico de *Turdus merula*. Existe sempre uma margem de variabilidade que é também uma característica específica (Ficken e Ficken 1973, Brooks e Falls 1975, Aubin e Brémond 1983, Nelson 1989).

Emlen (1972), um dos que reforçaram a importância das características menos variáveis para a comunicação dos sinais específicos, descobriu que uma das características menos variadas do canto de *Passerina cyanea* não era utilizada para o reconhecimento específico, porém essa mesma característica permitia que pessoas identificassem esta espécie no campo. As outras quatro espécies que Emlen avaliou tinham as características menos variadas de seus cantos como as mais importantes para o reconhecimento específico. Já, Dabelsteen e Pedersen (1985) mostraram que tanto as características menos variadas, aquelas relacionadas à frequência, quanto as mais variadas, temporais, são essenciais na transmissão da informação espécie-específica em *Turdus merula*. Nelson (1989) reforça esta concepção em *Spizella pusilla*

e *S. passerina* e, aproveitando o paradoxo de Emlen, diz que algumas características invariáveis podem ser ignoradas porque as médias de seus valores não diferem daquelas de outras espécies, enquanto outras são usadas porque contrastam bem.

Essa hipótese da utilização também das características variadas para o reconhecimento específico tem como suporte a hipótese do “ambiente sonoro” (*sound-environment*), que assume que as características relativamente variáveis poderiam ser úteis para o reconhecimento específico quando duas espécies diferentes ocupando o mesmo ambiente acústico compartilhassem a mesma média de seus parâmetros mais conservativos (e.g. Falls 1963, Emlen 1972, Brémond 1978, Dabelsteen e Pedersen 1985, Nelson 1988).

Finalmente, a seleção natural deve favorecer a distinção entre as estruturas acústicas dos cantos que caracterizam uma espécie, e estas devem ser resistentes à degradação e garantir a transmissão necessária (e.g. Brémond 1978, Dabelsteen e Pedersen 1985, 1993, Robisson et al. 1993). As diferenças das vocalizações entre duas espécies estão entre os mais poderosos mecanismos conhecidos para o isolamento (Martens 1996).

1.3 Transmissão do canto

As aves territoriais devem cantar cantos audíveis a longas distâncias (Thorpe 1961). Durante a comunicação sonora de um emissor para um receptor, separados um do outro por uma determinada distância num certo ambiente, o som transmitido sofre diferentes níveis de alteração em seus parâmetros acústicos, como a perda de intensidade e a reverberação, causados por fatores como a absorção atmosférica, o espalhamento esférico e a reflexão do som (v. revisão em Wiley e Richards 1982). Devido a essas restrições causadas pelo ambiente, as aves devem utilizar as características do canto que são resistentes à degradação para se reconhecerem (e.g. Gish e Morton 1981, Aubin e Brémond 1983, Dabelsteen e Pedersen 1985, Brémond e Kreutzer 1986).

Os parâmetros acústicos direcionados para a identificação específica devem ser assim suficientemente capazes de transmitir sua informação, no ambiente natural da espécie territorialista, a distâncias que podem variar de dezenas a centenas de metros (Richards 1981, Wiley e Richards 1982). Acredita-se que as alterações sofridas pelos sinais podem influenciar as estratégias de (de)codificação dos sinais (Holland et al. 2000). Assim, os sinais acústicos seriam moldados na evolução para transmitir suas informações com maior eficiência sob as restrições do hábitat, questão esta tratada pela hipótese da adaptação acústica (HAA) (Morton 1975, Hansen 1979, Rothstein e Fleischer 1987).

De uma forma genérica encontramos dois grupos de aves segundo o ambiente em que elas cantam, que são as aves de ambiente aberto, vivendo em campos ou sobre a copa das árvores, e as de ambiente fechado, que vivem no interior de matas ou sob a vegetação próximo ao chão, abaixo de 1 m de altura (Sorjonen 1986, Mathevon et al. 1996). Em ambientes abertos, a maior instabilidade da temperatura, umidade e do vento, por exemplo, em relação aos ambientes fechados, formam um grupo de restrições à transmissão sonora diferente daquelas existentes em ambientes fechados que, por sua vez, possuem maior quantidade de barreiras (objetos) como principal restrição à transmissão dos cantos.

A HAA prediz que as espécies de ambientes abertos e fechados se diferenciam quanto à quantidade de repetição das estruturas, ou taxa de modulação de amplitude (AM), de seus cantos devido ao nível de atenuação e degradação dessas estruturas em cada ambiente. Os trinados, repetição em seqüência de uma mesma nota ou sílaba, por exemplo, sofrem maior degradação de suas freqüências quando apresentam alta taxa de repetição em ambientes mais fechados (e.g. Morton 1975, Richards e Wiley 1980). Por outro lado, em ambientes abertos, os trinados sofrem maior atenuação dependente da freqüência; a faixa de freqüência entre 2-4 kHz sofre menos restrições que as outras freqüências (Richards e Wiley 1980). Além da taxa de AM e da faixa de freqüência, a taxa de modulação de freqüência e a quantidade de energia dedicada às

diferentes estruturas e frequências também são susceptíveis de alterações pelo meio (e.g. Richards e Wiley 1980, Wiley e Richards 1980, 1982, Mathevon et al. 2004).

Embora a degradação das estruturas dos cantos possa se tornar um empecilho à identificação do cantor pelo ouvinte, ela também poderá trazer algum benefício, como por exemplo para o troglodídeo *Thryothorus ludovicianus*, que ao identificar corretamente as vocalizações a longas distâncias, utilizando por exemplo parâmetros como as frequências mais altas que atenuam mais rapidamente que as mais graves, pode economizar tempo e energia durante a defesa territorial (Richards 1981). O canto das aves, portanto, sofre importantes restrições evolutiva ambiental e social (e.g. Wiley e Richards 1982, Morton 1986, Podos 1997, Buskirk 1997).

1.4 Taxonomia e distribuição de *Troglodytes musculus*

A cambaxirra, *Troglodytes musculus*, é um Passeriforme da subordem Oscines que está incluída na família Troglodytidae. A espécie em foco possui uma situação taxonômica instável, sendo ora dividida em duas espécies, *T. musculus* e *T. aedon*, ora reunida no complexo *T. aedon* com uma infinidade de subespécies (Hellmayr 1934). O Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2001), a partir de um estudo de diferenciação de isoenzimas realizado por Brumfield e Capparella (1996), considerou *Troglodytes musculus* Naumann, 1823, como representante da lista principal de aves brasileiras, substituindo *Troglodytes aedon* Vieillot [1809]. Mais recentemente, Rice et al. (1999) reafirmaram a validação da espécie *T. musculus* pelo ADN mitocondrial, colocando *T. aedon* e *T. musculus* como espécies irmãs mais próximas, seguida de *T. brunneicollis* que separa geograficamente a primeira espécie da segunda.

Troglodytes musculus ocorre do sul do México à Terra do Fogo (Hellmayr 1934, Skutch 1953, Brumfield e Caparella 1996, Rice et al. 1999), e pode ser encontrado do nível do mar até mais de 2700 m de altitude (Skutch 1960) vivendo nos tipos mais diversos de paisagens naturais e também dentro de cidades como o Rio de Janeiro, à volta de casas e em jardins (Sick 1997). A subespécie *T. m. musculus* Naumann está

restrita a algumas regiões do Brasil e também ao Paraguai e nordeste da Argentina (Hellmayr 1934).

O gênero *Troglodytes* possui representantes distribuídos por diversos ambientes e altitudes no continente Americano. Na América do Sul, *T. solstitialis*, restrito aos Andes, *T. monticola*, endêmico da Colômbia, e *T. rufulus*, ocorrendo na Venezuela e nos limites deste país com o Brasil, são encontrados acima de 700 m de altitude (Ridgely e Tudor 1989). Além de *T. musculus*, mais cinco espécies por vezes são consideradas para a América Central e apenas duas ocorrem na América do Norte; a maioria delas ocorre entre 600 e 3300 m de altitude (Skutch 1960, Davis 1972), dando espaço, nas terras baixas, ao predomínio de *T. musculus* e *T. aedon* (Rice et al. 1999).

As diferenças nas vocalizações entre *T. aedon* e *T. musculus* são aparentes (Brumfield e Capparella 1996). Contudo, ambas possuem um canto de curta duração e variado, que desempenha diferentes funções em contextos específicos (Johnson e Kermott 1991).

1.5 Comportamento vocal de *Troglodytes musculus*

Os trogloditídeos têm como uma de suas características mais marcantes a elevada qualidade das vocalizações produzidas por muitos de seus membros, considerados excelentes cantores no que tange a complexidade de seus cantos (Verner 1975, Kroodsma e Verner 1978, Kroodsma 1975, 1980). O alto grau de desenvolvimento do canto nesta família está ligado à sua natureza relativamente inconspícua e sexualmente monomórfica (Kroodsma 1977). Poucos trabalhos foram realizados com *T. musculus* no campo da bioacústica. Kroodsma et al. (1996) alertaram para a escassez de estudos sobre o comportamento vocal desta espécie e Tubaro (1990, 1991) foi o único a estudar o seu canto na América do Sul, dedicando-se principalmente à questão da imitação. Outros pesquisadores, como Skutch (1953), avaliaram superficialmente o canto de *T. musculus* na América Central.

Apenas após o 34º dia de vida os jovens de *T. musculus* começam a produzir os seus primeiros ensaios de canto (*subsong*), sendo que eles deixam o ninho no 18º dia após a eclosão (Skutch 1953). O canto “cristalizado” dos machos é formado por estrofes curtas, ininterruptas, de notas altas e ressonantes, em andamento rápido (Sick 1997), composto por duas partes, uma introdutória e outra finalizadora, e produzidos com variação eventual (Tubaro 1990). Wetmore et al (1989) descrevem o canto de *T. musculus*, no Panamá, como sendo “alto, claro e rapidamente repetido ‘chwee-chwee-chwee’, numa única frequência [all on one pitch], às vezes mais como um ‘chew-chew-chew’”. Ridgely (1976) reconhece que seu canto é muito parecido com o de *T. aedon*, mas que talvez o de *T. musculus* fosse menos “áspero” e mais “agradável e musical”. Tubaro (1990) dividiu o canto de *T. musculus* da Argentina em duas partes principais, uma primeira que inclui geralmente sílabas breves e de baixa intensidade (dB) e, uma segunda que inclui sílabas de longa duração e de grande intensidade.

As fêmeas, diferentemente de muitas outras espécies de Passeriformes, também podem cantar, mas seus cantos são geralmente bem mais simples que os dos machos (Skutch 1953). Johnson e Kermott (1990) chegaram a encontrar fêmeas de *T. aedon* que cantavam cantos tão complexos quanto aqueles dos machos.

1.6 Objetivos deste estudo

A primeira idéia que levou a este trabalho veio a partir da experiência auditiva com o canto da cambaxirra. A impressão que se tinha era de uma ave que cantava cantos diferentes mas que não nos impedia de identificá-los como sendo daquela espécie. A pergunta então não poderia ser diferente: “Como podemos identificar *T. musculus* como tal se o seu canto se mostra tão diferente entre os indivíduos?”. A resolução desta questão deve ser feita através da avaliação das características dos cantos da espécie alvo, como as variações temporais e espectrais dos componentes dos cantos, e comparando-as entre indivíduos e populações.

O objetivo principal deste trabalho é o de descrever as principais características do canto e medir o seu grau de variação em uma população de *T. musculus*, dando subsídios para uma comparação futura entre populações desta espécie, e assim tentar entender como os seus indivíduos, possuindo cantos aparentemente bastante diferentes um do outro, conseguem se reconhecer. Com esse objetivo em mente, direcionamos esforços para a identificação da base de reconhecimento específico pelo canto de uma população de *Troglodytes musculus*, a partir da determinação dos parâmetros mais sujeitos à variação individual e daqueles mais conservativos da informação espécie-específica.

Neste trabalho também se estará fazendo uma das primeiras contribuições para o estudo bioacústico dessa espécie, ajudando a ampliar o conhecimento sobre o processo evolutivo da aprendizagem dos cantos nas aves e dando subsídios para o estudo da sistemática e da zoogeografia do complexo *Troglodytes*.

2.0 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi baseado em uma população de *Troglodytes musculus* no *campus* da Universidade Federal do Rio de Janeiro, na Ilha do Fundão, Rio de Janeiro. A escolha deste local como área de estudo foi motivada pela sua proximidade com o laboratório de bioacústica, onde foi desenvolvida a análise das gravações. A paisagem predominante da Ilha do Fundão pode ser descrita como sendo um ambiente amplamente urbanizado, apresentando grandes extensões de áreas abertas pavimentadas ou cobertas por gramados.

Como a espécie alvo mantinha-se boa parte do tempo espreitando à procura de alimento em frestas e cantos dos prédios e árvores dos estacionamentos da área de estudo, onde também podiam construir seus ninhos, as gravações foram feitas principalmente em áreas circunvizinhas às seguintes unidades do *campus*: Centro de Ciências da Saúde (CCS), Centro de Tecnologia (CT), Hospital Universitário (HU), Faculdade de Letras (LE) e Prefeitura Universitária (PU).

Cada indivíduo gravado foi nomeado com as siglas desses locais e com o número da ordem de gravação como, por exemplo, a gravação de número 58 realizada no Centro de Tecnologia identifica o indivíduo desta gravação como sendo CT58, assim como CCS17 representa o indivíduo registrado ao lado do ponto de ônibus de frente à entrada principal do prédio do Centro de Ciências da Saúde. Como a cambaxirra é uma espécie territorialista, o local onde ela foi registrada cantando deve representar o seu território.

2.2 Gravações

O equipamento utilizado para registrar os cantos de *T. musculus* foi um gravador de áudio DAT (Digital Audio Tape - Corder Sony TCD-D8) com microfone direcional Sennheiser ME-64 montado em refletor parabólico. As gravações foram feitas no horário matutino, entre 6 h e 12 h, momento em que há maior atividade de

canto das cambaxirras (ob. pess.), nos dias 15 e 16 de setembro de 2001 e no dia 7 de outubro do mesmo ano.

Durante as gravações procurou-se registrar principalmente os indivíduos que cantavam em poleiros mais altos. A gravação das aves nesta posição foi escolhida porque é comum, principalmente naquelas espécies territorialistas, elas tenderem a cantar em poleiros mais altos e livres de folhas, o que maximiza a transmissão de seus cantos a longa distância (Catchpole e Slater 1995). Não houve neste estudo o interesse de se fazer uma avaliação do tamanho do repertório da espécie em questão, portanto, procurou-se gravar mais indivíduos diferentes do que mais cantos de um mesmo indivíduo. Todas as gravações originais estão guardadas no Arquivo Sonoro Prof. Elias Coelho (ASEC), localizado no Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia da UFRJ, na cidade do Rio de Janeiro. Algumas amostras de cantos foram selecionadas e apresentadas neste trabalho em um disco compacto (CD) de áudio. Um guia é apresentado como apêndice deste trabalho com algumas observações mais relevantes sobre o conteúdo do CD (Apêndice 1).

As seqüências de cantos gravadas no campo foram transferidas para o computador para serem analisadas. Assim, as gravações foram digitalizadas e analisadas em um computador Macintosh (iMac G3/600) através do programa Canary 1.2.4 (Charif et al. 1995), utilizando uma taxa de amostragem (*sampling rate*) de 44.100 Hz e uma quantização (*sample size*) de 16 bits. Com a finalidade de facilitar o acesso às gravações e a manipulação dos sons digitalizados, estes foram gravados em formato AIFF e arquivados em discos compactos graváveis (CD-R).

2.3 Análise acústica e descrição fonética

O objeto de pesquisa mais importante utilizado na bioacústica é, obviamente, o som, vocal ou instrumental, produzido por uma determinada espécie animal. Dependendo do assunto que o pesquisador esteja abordando, ele investirá seu esforço em um método específico da bioacústica para atingir seus resultados. Desenhos

representativos dos cantos são criados com extrema fidelidade a partir de programas específicos de computador em gráficos específicos onde se tem, por exemplo, o comportamento da frequência e/ou da intensidade no tempo, permitindo-nos classificar, quantificar ou mesmo modificar o som dos animais para algum estudo específico.

A fim de se descrever a estrutura do canto da cambaxirra quantitativamente e de estabelecer uma base para a comparação entre cantos de indivíduos foi necessário reconhecer e dividir cada canto em unidades, realizando, portanto, uma avaliação qualitativa. Entre os pesquisadores de bioacústica observa-se que existe um amplo consenso em relação a como as unidades do canto das aves são determinadas, mas também uma grande diversidade de formas de nomeá-las (Thompson et al. 1994).

Para determinar quais unidades acústicas serão trabalhadas, primeiramente aplica-se o método temporal, onde se definem quais são as unidades sonoras no domínio do tempo, levando-se em conta portanto a duração dos sinais sonoros e o intervalo entre eles. Em seguida aplica-se o método morfológico, que é baseado nas características morfológicas do som (Thompson et al. 1994, Gerhardt, H.C. 1998). Estas unidades acústicas devem ser analisadas através da interpretação gráfica do som digitalizado da espécie de interesse.

Dessa forma, em nosso estudo dois tipos de gráficos foram criados, o oscilograma (que representa a intensidade do som no eixo das ordenadas e o tempo no das abscissas) e o espectrograma (que representa a frequência do som no eixo das ordenadas e o tempo no das abscissas) (Fig. 1). O oscilograma nos permite uma observação gráfica mais precisa, e em diferentes escalas, de quais notas ou partes do canto, por exemplo, possuem maior quantidade de energia e qual é o comportamento da onda sonora no decorrer do tempo. O espectrograma, ou sonograma, é uma transformação das ondas sonoras em um desenho gráfico do som digitalizado. Assim, o que vemos é como a frequência de um determinado som se comporta no decorrer do

tempo. Os espectrogramas utilizados para as medições dos parâmetros acústicos foram gerados usando uma resolução de análise de 533,16 Hz, um refinamento de imagem (*grid resolution*) de 1,451 ms e 2,692 Hz, com calibração do nível de ruído (*clipping level*) de - 85 dB e com o padrão de exibição de gráfico (*window function*) Blackman. A audição dos cantos foi feita através dos alto-falantes embutidos do computador.

A seguir encontra-se uma relação de todas as estruturas dos cantos consideradas neste estudo segundo a avaliação dos espectrogramas. Todas elas são análogas àsquelas de Thompson et al. (1994).

- **NOTA:** é considerada neste estudo como um som representado por um traço contínuo no espectrograma (Thompson et al. 1994) (Fig. 1), sendo assim, a estrutura ou elemento básico das vocalizações de *T. musculus*. Uma nota é diferenciada de outra por suas diferentes composições espectrais e temporais.
- **SÍLABA:** é formada por uma ou mais notas, as quais devem se manter em uma ordem e estar separadas uma da outra por um intervalo que não exceda a 1/2 da duração da menor nota formadora da sílaba. Normalmente este intervalo variou entre 4 ms e 12 ms. De acordo com esta nomenclatura, as notas também podem ser chamadas de sílabas, já que estas, repetindo uma mesma composição de notas no tempo, representam a menor unidade de recombinação do canto (Fig. 1) (Thompson et al. 1994).
- **TRINADO:** repetição de uma determinada nota ou sílaba em sequência imediata e que se repete da mesma forma em todos os cantos em que estiver presente. Em alguns casos, os trinados estavam acompanhados de notas finalizadoras, ou seja, uma ou mais notas diferentes daquelas do trinado. Como estas notas periféricas ao trinado raramente apareceram nos cantos, e normalmente com baixa intensidade, elas não participaram dos testes estatísticos.

- **FRASE:** conjunto de diferentes tipos de notas ou sílabas dispostas em uma determinada ordem ou posição dentro do canto. Thompson et al. (1994) identifica dois tipos de frases, o trinado e o "complexo de notas" (*note complex*), que é um conjunto de notas distintas que se seguem em uma parte do canto.
- **CANTO:** uma série de notas, geralmente de mais de um tipo, transmitida numa sucessão justa que forma uma sequência reconhecível ou um padrão no tempo (Thorpe 1961) (Fig. 1), sendo normalmente classificado como longo, complexo e produzido pelos machos na estação reprodutiva (Catchpole e Slater 1995). O termo canto possui uma definição ambígua quando se refere a um tipo de vocalização das aves, podendo ser tanto um complexo de estruturas, formado por diferentes partes ou elementos (notas, sílabas, etc.) que se sucedem separados por um intervalo menor que aquele que separa um canto de outro, quanto o conjunto destas estruturas. Entretanto, um canto, neste último caso, com sentido de repertório, pode ser formado por conjuntos diferentes de cantos ou versões de canto (*song type*), definido por Mulligan (1963) como "um dos distintos cantos no repertório de um indivíduo, recorrendo de uma maneira consistente". Mais resumidamente, um canto (o repertório) é formado por "unidades de canto" (estruturas coesas que se repetem a intervalos variados numa determinada sequência - *bout*). Na figura 2 é apresentado um exemplo de canto como sequência.

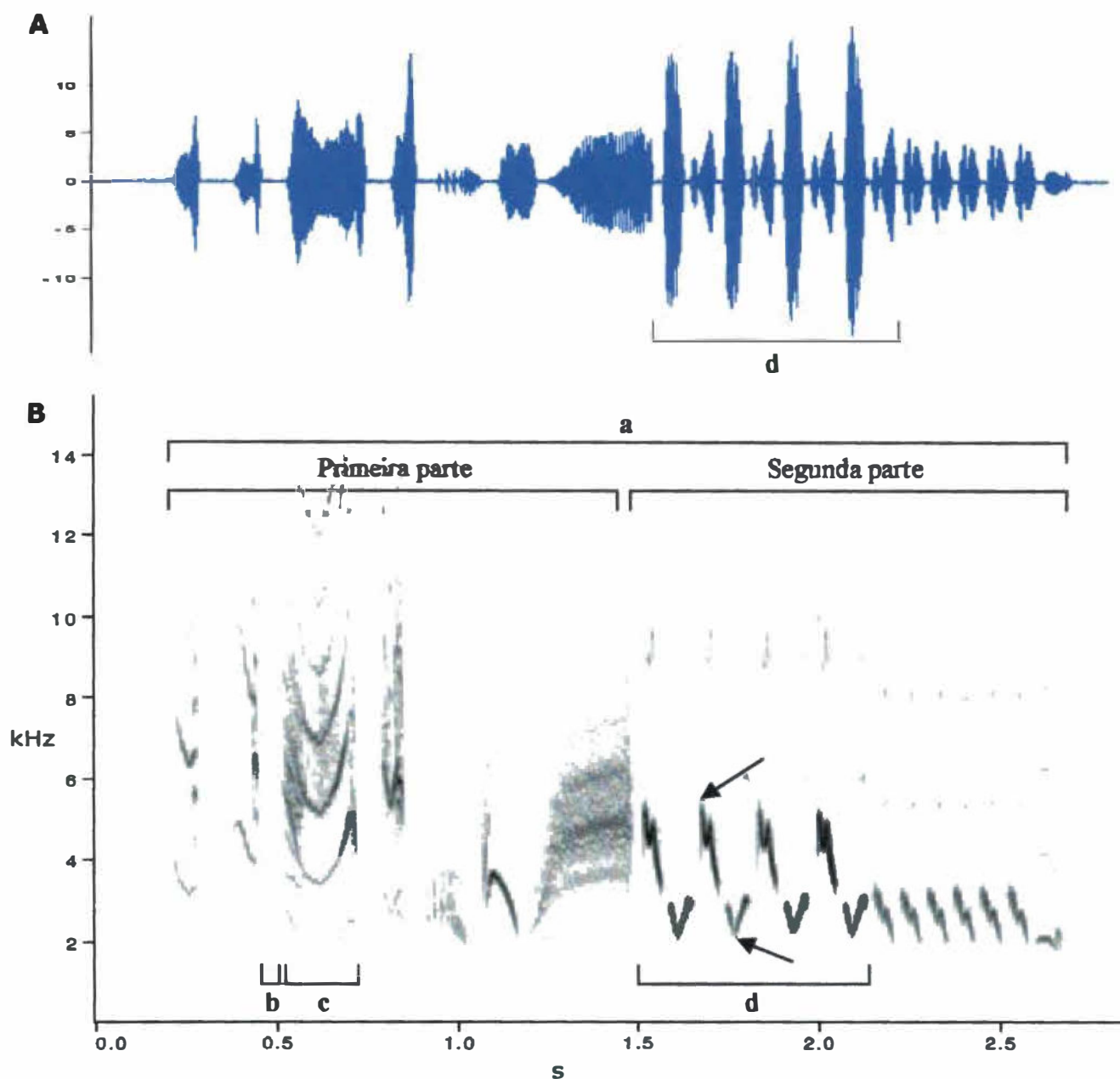


Figura 1: Oscilograma (A) (na ordenada, amplitude da energia; na abcissa, tempo) representativo do canto de *T. musculus* e seu respectivo espectrograma (B), mostrando suas estruturas constituintes e os parâmetros medidos neste trabalho. A letra **a** representa a duração total de um canto; **b** é o intervalo entre notas; **c** mostra a duração de uma nota e **d** o primeiro trinado deste canto. As setas em **d** representam a maior (seta superior) e a menor (seta inferior) frequência de uma sílaba.

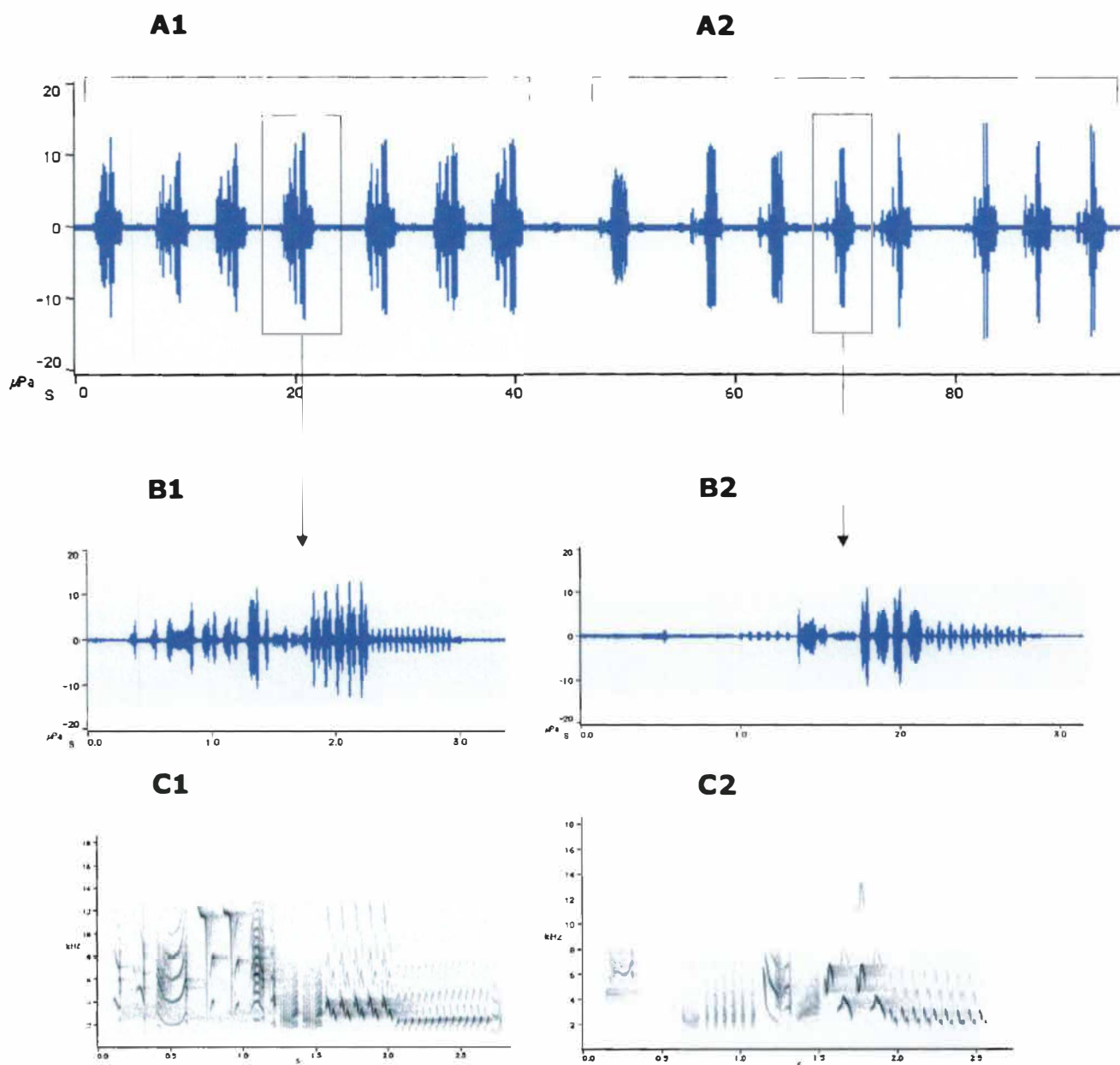


Figura 2: Exemplo de seqüência de cantos de *Troglodytes musculus* onde dois tipos de cantos diferentes (representados nos oscilogramas **B1** e **B2**) estão presentes numa mesma seqüência. Inicialmente observa-se uma série de sete cantos (**A1**) de um tipo de canto (**B1**) e em seguida (**A2**), continuando a mesma seqüência de cantos, o outro tipo de canto (**B2**) predomina. Em **C1** e **C2** temos os espectrogramas dos cantos **B1** e **B2**, respectivamente.

2.4 Classificação das estruturas

Depois de ter identificado quais são as estruturas acústicas presentes nos cantos de *T. musculus* e ter definido um critério para reconhecê-las, partimos para a nomeação de cada uma delas. A nomeação, ou classificação das estruturas do canto, foi feita através da designação de um código alfanumérico ("nome") para cada nota (ou sílaba). Esse código é formado por uma letra em caixa alta acompanhada de um número, seguindo uma ordem crescente tanto numericamente quanto alfabeticamente, de acordo com o surgimento de novas notas. Assim, a primeira nota do primeiro canto analisado de um indivíduo levou o nome de "A1" e a segunda nota do mesmo canto, se diferente da primeira, recebeu o nome de "B1" e a terceira, da mesma forma, de C1, e assim por diante. Se no segundo canto analisado a primeira nota não era nenhuma daquelas nomeadas anteriormente, ou seja, era uma nova nota, ela levou o nome de "A2", e se a segunda nota do segundo canto também era diferente de qualquer nota anterior ela foi chamada de "B2", e assim por diante.

Como os trinados são formados por repetição de sílabas, a nomeação da sílaba formadora de um trinado automaticamente dá nome a esse trinado.

A partir da nomeação das estruturas formadoras dos cantos foi construído um catálogo com a finalidade de facilitar a comparação entre essas estruturas e de arquivá-las, caso seja necessário fazer novas comparações no futuro. Este catálogo é apresentado como apêndice neste trabalho (Apêndice 2).

2.5 Parâmetros acústicos

Com base nos parâmetros acústicos mais utilizados nas investigações de variação do canto e reconhecimento específico (Becker 1982), seis parâmetros foram escolhidos para a avaliação da quantidade de variação intrapopulacional do canto de *T. musculus*. Esses parâmetros foram a variação da amplitude da frequência, a frequência máxima, a frequência mínima, a frequência dominante, a duração e o intervalo entre as sílabas. A medição da duração total dos cantos foi feita através de oscilogramas

enquanto os outros parâmetros foram medidos através de espectrogramas.

As análises de medição dos parâmetros acústicos não foram realizadas igualmente para todos os indivíduos. Assim, alguns indivíduos sofreram análise completa de seus cantos enquanto outros foram apenas parcialmente analisados. Isto aconteceu porque nem todas as gravações tiveram qualidade suficiente para serem analisadas com segurança, pois a presença de, por exemplo, reverberação dificulta e às vezes impossibilita a medição das estruturas. Dessa forma, foram feitas comparações entre 27 indivíduos, sendo que apenas 15 indivíduos (388 cantos) sofreram medições completas.

Para medir os parâmetros acústicos foi necessário ampliar a escala da janela do espectrograma a fim de facilitar a visualização dos limites temporais e de frequência das notas. Assim, a partir da janela gerada pelo programa, após ter sido criado o espectrograma do canto, segundo a resolução e refinamento acima citados, aplicou-se uma escala padrão de 15,74 ms/cm e 0,59 kHz/cm para todos os cantos medidos. Para a apresentação de figuras das sílabas nas páginas deste trabalho utilizou-se uma escala padrão de 39,76 ms/cm e 1,73 kHz/cm.

Uma breve descrição dos principais parâmetros acústicos utilizados está apresentada textualmente abaixo e graficamente na figura 1.

- **AMPLITUDE DE FREQUÊNCIA (AF) (*Delta frequency*)**: refere-se ao intervalo entre a frequência máxima e a frequência mínima de cada nota. Devido à dificuldade de se determinar exatamente os limites superior e inferior do harmônico fundamental (primeiro harmônico) das notas introdutórias dos cantos, a VAF só foi medida nas sílabas dos trinados. Estas sílabas possuem total nitidez devido ao fato de seus harmônicos fundamentais também serem os dominantes, ou seja, aqueles que possuem maior energia dentre todos os harmônicos. Nos dois próximos parâmetros houve a mesma restrição. Sua unidade de medida é o kHz, assim como para os três próximos itens;

- **FREQÜÊNCIA MÁXIMA (Fma) (*High frequency*):** refere-se à maior frequência alcançada pelo harmônico dominante da nota;
- **FREQÜÊNCIA MÍNIMA (Fme) (*Low frequency*):** refere-se a menor frequência alcançada pelo harmônico dominante da nota;
- **FREQÜÊNCIA DOMINANTE (Fd) (*Peak frequency*):** refere-se à frequência com maior energia na nota;
- **DURAÇÃO:** é o intervalo de tempo decorrente do início ao final de uma nota, sílaba, frase ou canto. A unidade de medida utilizada foi o ms, mas está representado por s em algumas figuras desse texto;
- **INTERVALO:** é a diferença de tempo entre o final de uma estrutura (nota, sílaba ou canto) e o início da estrutura seguinte. A unidade de medida utilizada foi o ms.

Além desses parâmetros mediram-se também o número de sílabas diferentes na população e a média de compartilhamento de sílabas entre os indivíduos estudados. Foram ainda analisadas a estrutura dos elementos e a sintaxe dos cantos.

A estrutura dos elementos refere-se à forma geral das notas. Apesar de todos os parâmetros anteriormente descritos fazerem parte da estrutura dos elementos do canto, aqui, a modulação da frequência, o número de harmônicos e a presença ou ausência da bifonação foram os principais determinantes deste parâmetro (morfológico). Bifonação entende-se como um caso especial de sílaba que pode ter algum significado funcional no canto das aves (Miller 1977). Este fenômeno pode ser descrito como duas ou mais notas emitidas simultaneamente sem apresentarem correspondência harmônica (Fig. 3). As notas do tipo chiado (buzz) e aquelas que são ascendentes, descendentes ou ascendentes-descendentes na frequência, ou seja, com modulação de frequência, são outros exemplos de estruturas de elementos. Não houve um tratamento estatístico para este parâmetro.

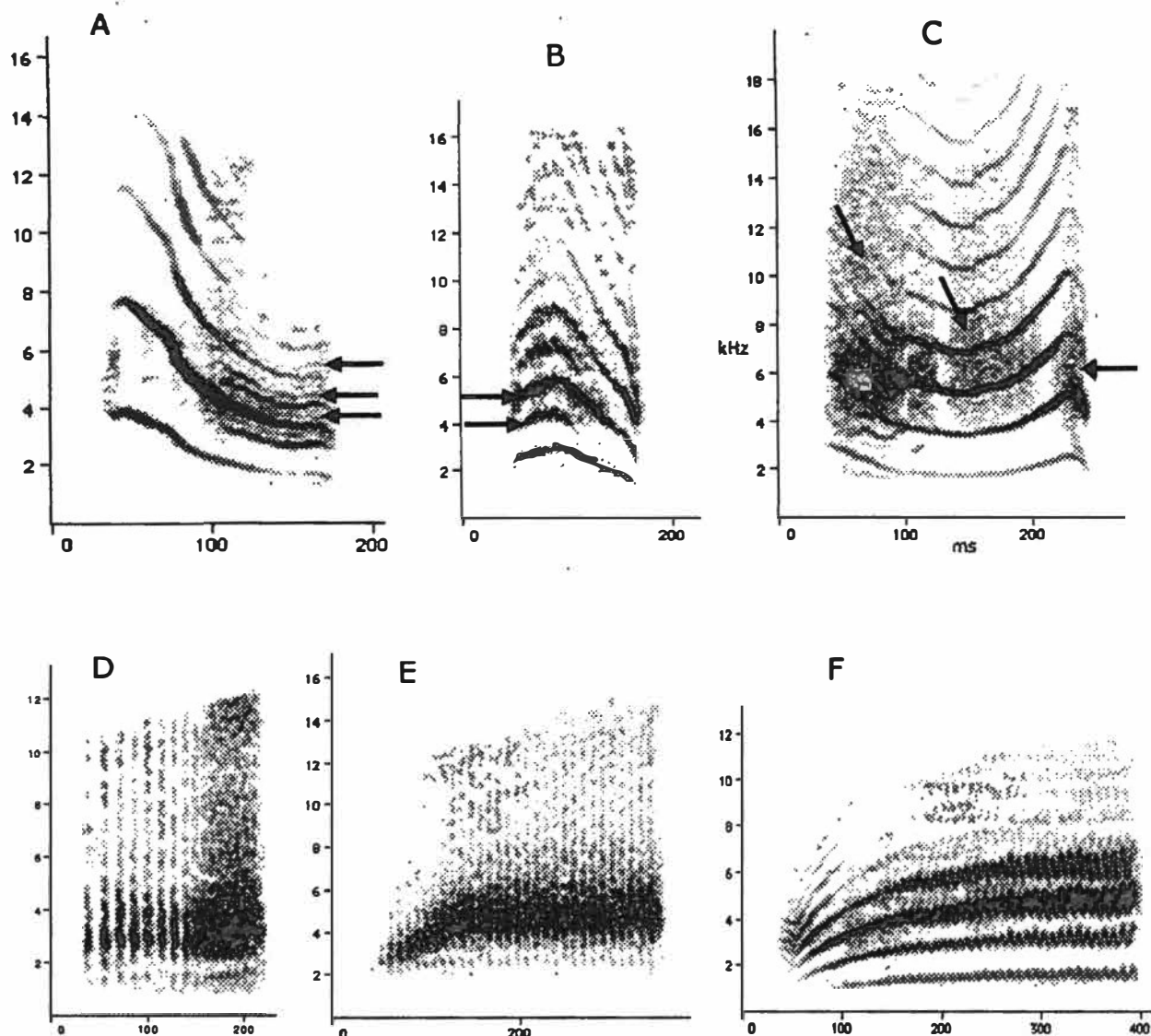


Figura 3: Alguns fenômenos acústicos encontrados apenas na primeira parte dos cantos. Em A, as setas indicam os subharmônicos, que estão entre os harmônicos mais bem destacados; B, as setas indicam dois harmônicos independentes (bifonação); C, as setas indicam os segmentos caóticos; D, até o meio da nota há repetições de pulsos; E, uma nota com harmônicos densos; F, nota com harmônicos esparsos e com modulação periódica de frequência (FM).

Muitas vezes os cantos das aves apresentam uma sintaxe característica que desempenha alguma função, como em *T. troglodytes* (Brémond 1968, Becker 1982). A disposição das sílabas no canto das aves (sintaxe) pode portanto ser uma característica importante para o reconhecimento específico de *T. musculus*. Este parâmetro foi analisado através da simples comparação visual, nos espectrogramas, entre as seqüências das diferentes notas e sílabas que formam os diferentes cantos dos diferentes indivíduos da área de estudo e entre alguns exemplares de fora desta área.

Devido a problemas de rápida atenuação da intensidade do som durante a sua propagação (e.g. Wiley e Richards 1982), não é esperado que ela seja utilizada como parâmetro de reconhecimento em Oscines (ex. Becker, 1982). Por causa disso, o parâmetro intensidade sonora não foi utilizado nas análises de quantidade de variação (CV). Contudo, foram feitas algumas referências à sua importância para a transmissão do conteúdo espécie-específico.

2.6 Análise estatística

A fim de se avaliar a quantidade de variação dos parâmetros acústicos de cada indivíduo e entre eles, aplicou-se o coeficiente de variação (CV) (Zarr 1996) para seis variáveis do canto, que são a duração das sílabas, intervalo entre as sílabas, a freqüência dominante das sílabas, a freqüência menor, a freqüência maior e a variação da amplitude da freqüência das sílabas. O passo seguinte, utilizando o teste Z para avaliar o grau de diferença entre dois CV (segundo Zarr 1996), foi testar a hipótese nula de que os CV, entre cada par de variáveis, são iguais. Foi utilizada a correção de Bonferroni onde $p < 0,01$. Os valores de cada variável foram transformados em logaritmos e aplicados à fórmula do teste Z através do programa Excel. Também foram utilizados os programas Bioestat 2.0 (Ayres et al. 2000) para cálculos de estatística básica e do teste *t*. Os gráficos estatísticos foram construídos através do programa Statistica (StatSoft 1999).

3.0 RESULTADOS

3.1 Composição dos cantos

Foram analisados 422 cantos de *T. musculus* provenientes de 19 indivíduos selecionados na população da Ilha do Fundão, ou seja, uma média de 22 cantos por indivíduo ($6 \leq n \leq 81$). A média de sílabas diferentes por indivíduo foi de 9,7 ($\pm 5,55$, $n=139$) ($4 \leq n \leq 32$). A média de sílabas diferentes encontradas por canto, levando em conta as diferentes seqüências de cantos de cada indivíduo (total de 45 seqüências, média= 1,4 seqüências/indivíduo), foi de 7,78 ($\pm 2,33$) sílabas/canto/seqüência ($4 \leq n \leq 15$).

3.1.1 Compartilhamento de sílabas

Constatou-se o compartilhamento de 27% (35) dos tipos de sílabas entre os indivíduos das diferentes partes da área de estudo, com uma média de 5,85 sílabas compartilhadas por indivíduo. O indivíduo que mais compartilhou sílabas ($n=18$) foi CT51, seguido de CT12 e CT57 (ambos $n=12$). O compartilhamento de sílabas se deu de forma bastante irregular entre os indivíduos. O maior compartilhamento ocorreu no indivíduo que teve mais tipos de cantos analisados, que é o caso de CT51, com quatro tipos de cantos. O contrário ocorrendo com LE65. Este indivíduo teve apenas um tipo de canto analisado e, mesmo este tendo ocorrido 39 vezes na seqüência, compartilhou um único tipo de sílaba, e com apenas um vizinho.

Algumas sílabas foram mais compartilhadas do que outras, como é o caso de A7, C5, D4, F4 e E2, aparecendo em seis, seis, sete, oito e em nove indivíduos diferentes, respectivamente, enquanto outras, a maior parte delas, são exclusivas de cada indivíduo. Porém, se partirmos do princípio que existe uma individualidade impressa nas notas produzidas por cada indivíduo, e considerarmos a quantidade de estruturas parecidas, não apenas as que são idênticas, aumenta bastante o grau de compartilhamento de sílabas que poderíamos considerar homólogas devido à semelhança e posicionamento dentro do canto. Portanto, além do compartilhamento de

tipos idênticos de sílabas, encontramos também outro tipo de compartilhamento que é o de estruturas muito semelhantes, em especial na primeira parte do canto (Fig. 4). As notas do tipo chiado longo, por exemplo as da figura 5, estão presentes nos cantos de muitos indivíduos (62%) unicamente em uma posição, separando a primeira parte da segunda.

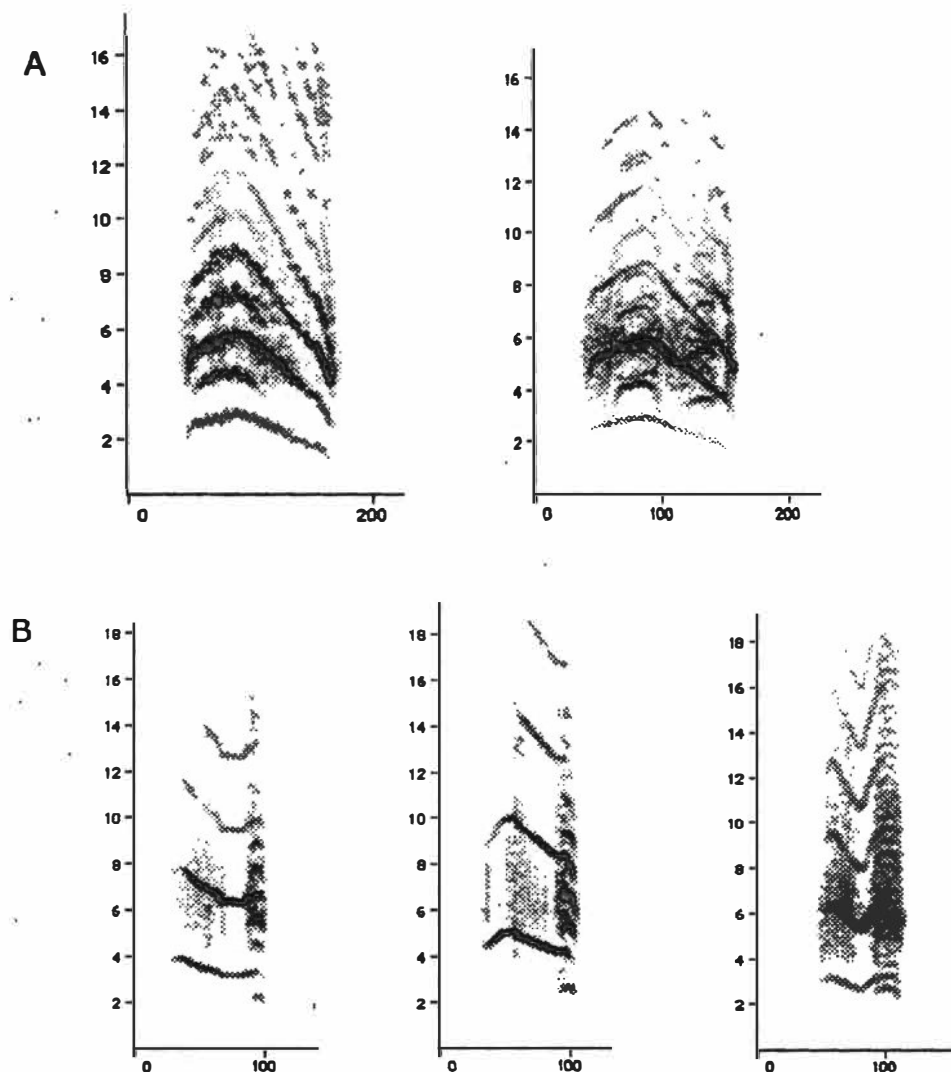


Figura 4: Alguns exemplos de notas parecidas entre os diferentes indivíduos. A semelhança entre essas notas pressupõe uma origem comum entre elas. Suas diferenças surgiriam na individualidade de cada ave durante a cópia ou criação dessas estruturas. Da esquerda para a direita e de cima para baixo: **A** - D8 (CCS29) e B3 (CCS03); **B** - A3 (PU40), B10 (LE67) e C13 (CT58). Na continuação (próxima página): **C** - E09 (CT58) e A13 (CCS22); **D** - B20 (CCS29), D14 (CT51) e A7 (CT58); **E** - B19 (CT58), H11 (LL76) e C12 (CT48).

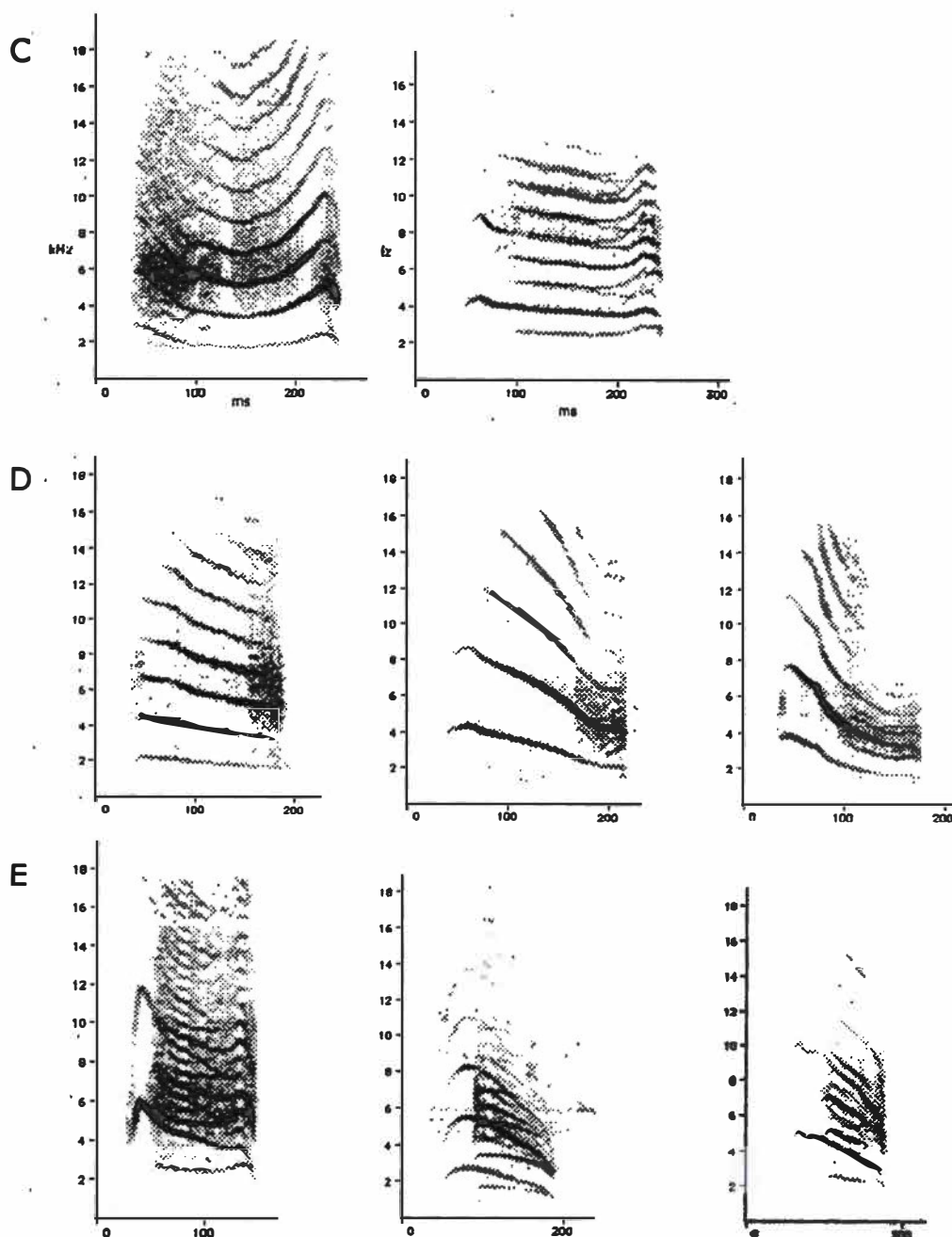


Figura 4: continuação.

Além do chiado longo, encontrei também o que chamei de sintaxe um (s1) e sintaxe dois (s2). A primeira, ocorrendo em 31% dos indivíduos, é formada por um chiado de duração média, em relação aos outros chiados do canto, seguida por uma nota tonal modulada, com modulação principal descendente, e finalizando por um chiado de duração longa (Fig. 6).

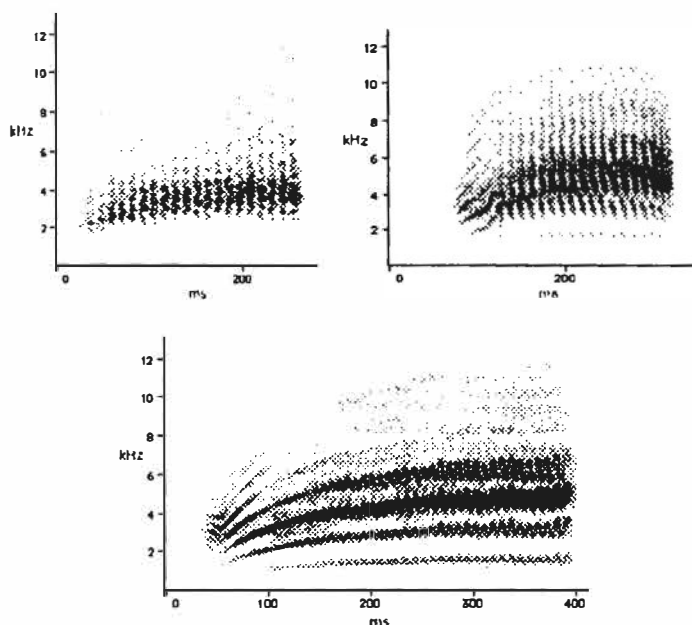


Figura 5: Três exemplos de chiados longos, notas que só ocorreram imediatamente antes dos trinados, separando a primeira da segunda parte dos cantos. Acima temos o E5 e B6 e abaixo o C18.

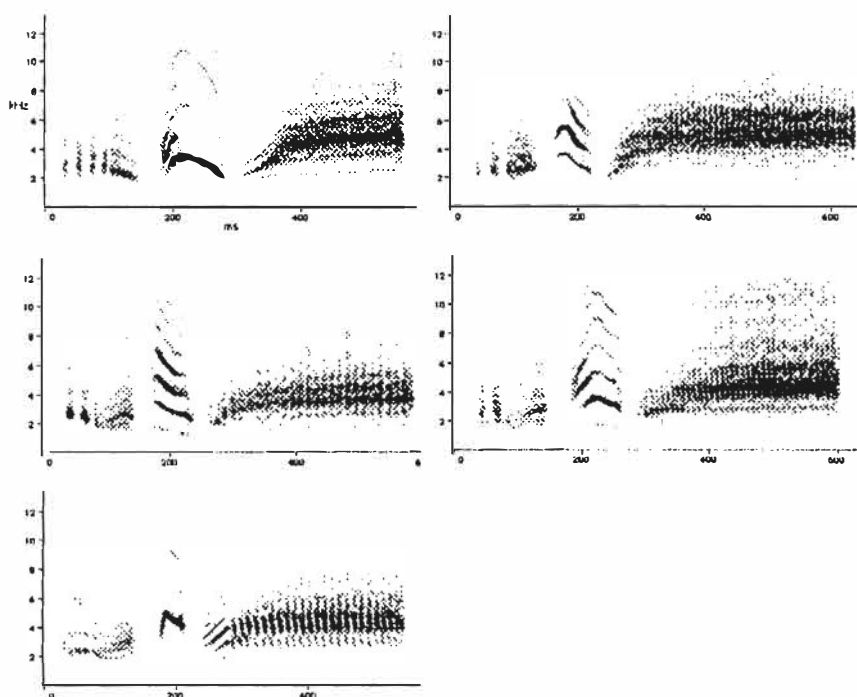


Figura 6: Cinco exemplos da sintaxe um (seqüência composta por chiado de duração média / nota tonal / chiado de longa duração) de diferentes indivíduos da área de estudo, que são, da esquerda para a direita e de cima para baixo: CT58, PU31, HU24, CCS05 e LL76.

A sintaxe 2 (20%), melhor descrita no tópico 3.3.1.2, é formada por notas tonais após os trinados (Fig. 7). Portanto, outro tipo de compartilhamento presenciado na população estudada foi o compartilhamento sintático.

A formação sintática dos cantos da população da Ilha do Fundão não é, aparentemente, exclusiva dela. Esta constatação foi feita através da comparação entre os cantos da população da área de estudo e de 12 indivíduos de seis localidades: Itatiaia e Mauá (RJ), Andaraí, Boa Nova, Mucugê e Valente (BA), Exu e Recife (PE), Crato (CE) e Turi (MA). Na tabela 1 esses dois grupos são comparados quanto a algumas formações sintáticas e à presença de certas estruturas que são comuns nos cantos da Ilha do Fundão. Podemos ver que as características avaliadas são comuns entre as populações de cambaxirras, com destaque para a nota E2, que é muito freqüente nos cantos das diferentes localidades, e para a presença de notas finalizadoras dos trinados. Contudo, nenhum daqueles indivíduos das outras localidades apresentou a sintaxe 2.

Tabela 1: Comparação entre a população da Ilha do Fundão e um grupo de indivíduos de outras localidades do Brasil segundo oito componentes sintáticos. Observe que diversas das características mais freqüentes (1, 4, 5, 7 e 8) no Fundão também o são para os outros.

Os cantos apresentaram as principais características avaliadas:		Fundão n=29 (%)	Outros n=12 (%)
1	cantos com dois trinados	23 (79,3)	7 (58)
2	sintaxe 1 (s1)	9 (31)	5 (41)
3	sintaxe 2 (s2)	6 (20,6)	0
4	chiado longo	18 (62)	6 (50)
5	finalizadoras	27 (93)	8 (66)
6	inicializadoras	3 (10,3)	3 (25)
7	nota E2	20 (69)	10 (83)
8	trinado com duas notas	25 (86)	5 (41)

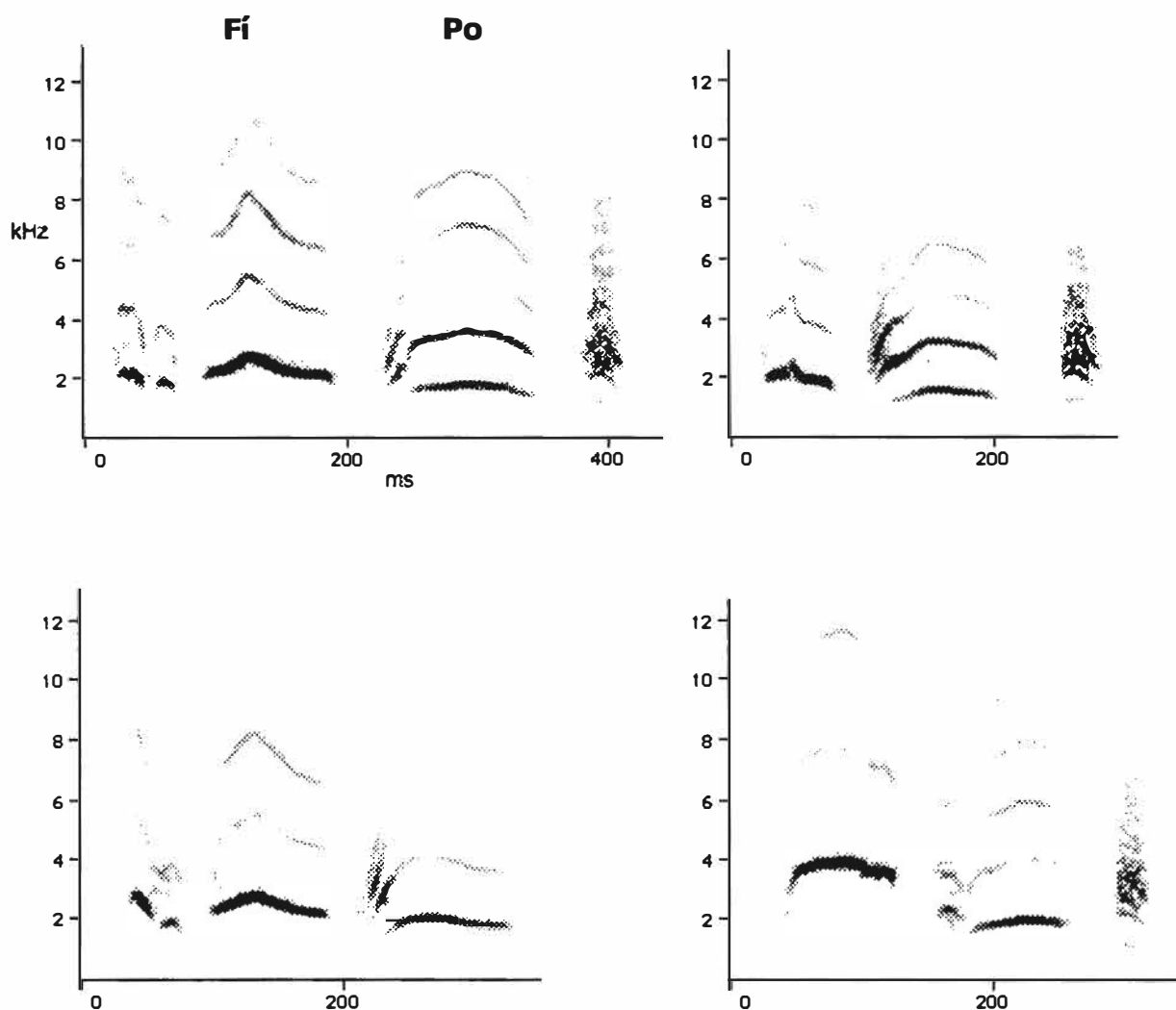


Figura 7: Quatro exemplos da sintaxe dois de diferentes indivíduos da área de estudo, que são, da esquerda para a direita e de cima para baixo: LE64, CCS17, PU31 e CT16, respectivamente. Uma característica marcante nesta sintaxe é a sua sonoridade, como um “fí-pó”, sempre encerrando os cantos após o último trinado.

3.2 Duração dos cantos

A média da duração dos cantos encontrada para a população foi de 2,06 s ($1,03 \leq x \leq 3,34$) (Tabela 2). A duração da primeira parte do canto mostrou-se significativamente maior (teste $t = 2,85$, $p < 0,001$) que a da segunda. Entretanto, podemos observar que algumas vezes a segunda parte é mais longa que a primeira.

Tabela 2: Duração (s) da primeira e da segunda parte (média ± desvio padrão) dos cantos de 14 indivíduos de *T. musculus*.

Indivíduos	n	Primeira parte	Segunda parte
CCS17	53	1,01 ± 0,06	0,68 ± 0,09
CCS22	34	0,85 ± 0,36	1,17 ± 0,21
CCS29	21	1,24 ± 0,46	0,92 ± 0,09
CT09	14	1,15 ± 0,14	0,50 ± 0,06
CT12	16	1,24 ± 0,07	0,51 ± 0,06
CT16	17	1,70 ± 0,12	1,17 ± 0,07
CT48	18	1,28 ± 0,19	0,91 ± 0,07
CT51	16	1,32 ± 0,18	0,91 ± 0,11
CT58	16	1,29 ± 0,06	1,17 ± 0,06
HU24	8	0,46 ± 0,02	1,10 ± 0,13
LE64	16	0,80 ± 0,18	0,81 ± 0,07
LE65	35	1,06 ± 0,14	0,68 ± 0,08
LL76	18	0,85 ± 0,02	0,60 ± 0,004
PU40	20	1,21 ± 0,06	1,25 ± 0,15
Total	274	1,09* ± 0,29	0,86* ± 0,28

* Teste *t* para as durações: *t*= 2,86, *p* < 0,01 .

3.3 Organização do canto

Kroodsma (1977) descreve o canto de *Troglodytes aedon* como sendo do tipo AAA...BBB..., ou seja, de variedade eventual (Hartshorne 1973, Kroodsma 1977), já que os indivíduos repetem várias vezes o mesmo canto antes de outro tipo de canto ser introduzido. O canto de *T. musculus* também pode ser classificado dessa forma (Tubaro 1990).

A divisão do canto de *T. musculus* em duas partes foi principalmente realizada segundo a posição não aleatória de certos tipos de sílabas dentro do canto, como é o caso das notas do tipo “harmônico-denso” (Beeman, 1998) (com som chiado, v. figura 3 para exemplos) que não apareceram na segunda metade do canto, assim como as notas politonais de harmônicos esparsos (Beeman, 1998) (Fig. 3). A primeira e a

segunda parte do canto, portanto, não foram determinadas apenas pela intensidade de suas sílabas, mas principalmente pelos tipos de notas que as compõem.

A maior quantidade de energia encontrada nas sílabas da primeira parte do canto está contida na faixa em torno de 4 kHz, podendo variar de 3 kHz a 6 kHz. Já nos trinados, a maior intensidade se encontra na faixa em torno de 3,35 kHz, variando de 2,4 kHz a 5 kHz. Uma comparação entre a intensidade da primeira parte do canto e a da segunda, segundo os picos de intensidade mostrados pelos oscilogramas, mostra claramente que a segunda parte do canto é, no conjunto, mais forte que a primeira (Fig. 8). Não obstante, algumas das sílabas introdutórias podem se apresentar ao menos tão fortes quanto aquelas dos trinados.

O canto de *T. musculus* apresenta variação eventual, já que os indivíduos repetem várias vezes o mesmo canto antes de outro tipo de canto ser introduzido. O número de repetições de cada tipo na população da Ilha do Fundão variou notadamente por tipo de canto entre indivíduos ou num mesmo indivíduo. Dois casos de longas repetições (redundância) de um mesmo tipo de canto numa única seqüência se destacam, que é o caso de CCS17 e LE65, com 89 e 39 repetições, respectivamente. Os indivíduos CT51 e PU40 formam um caso oposto. Ambos apresentam três seqüências de cantos diferentes, que variaram de sete a 22 cantos. Em média, os indivíduos apresentaram 18,6 ($\pm 15,4$) cantos por seqüência. Comparando o número de cantos e de seqüências diferentes de cantos com o comportamento desses indivíduos observamos que os últimos apresentaram um comportamento mais ativo que os primeiros. Enquanto, por exemplo, CCS17 intercalava o seu canto com forrageio, saltitando entre os galhos, e LE65 cantava parado na copa da árvore, PU40 circulava ativamente entre poleiros enquanto cantava, inclusive em voo.

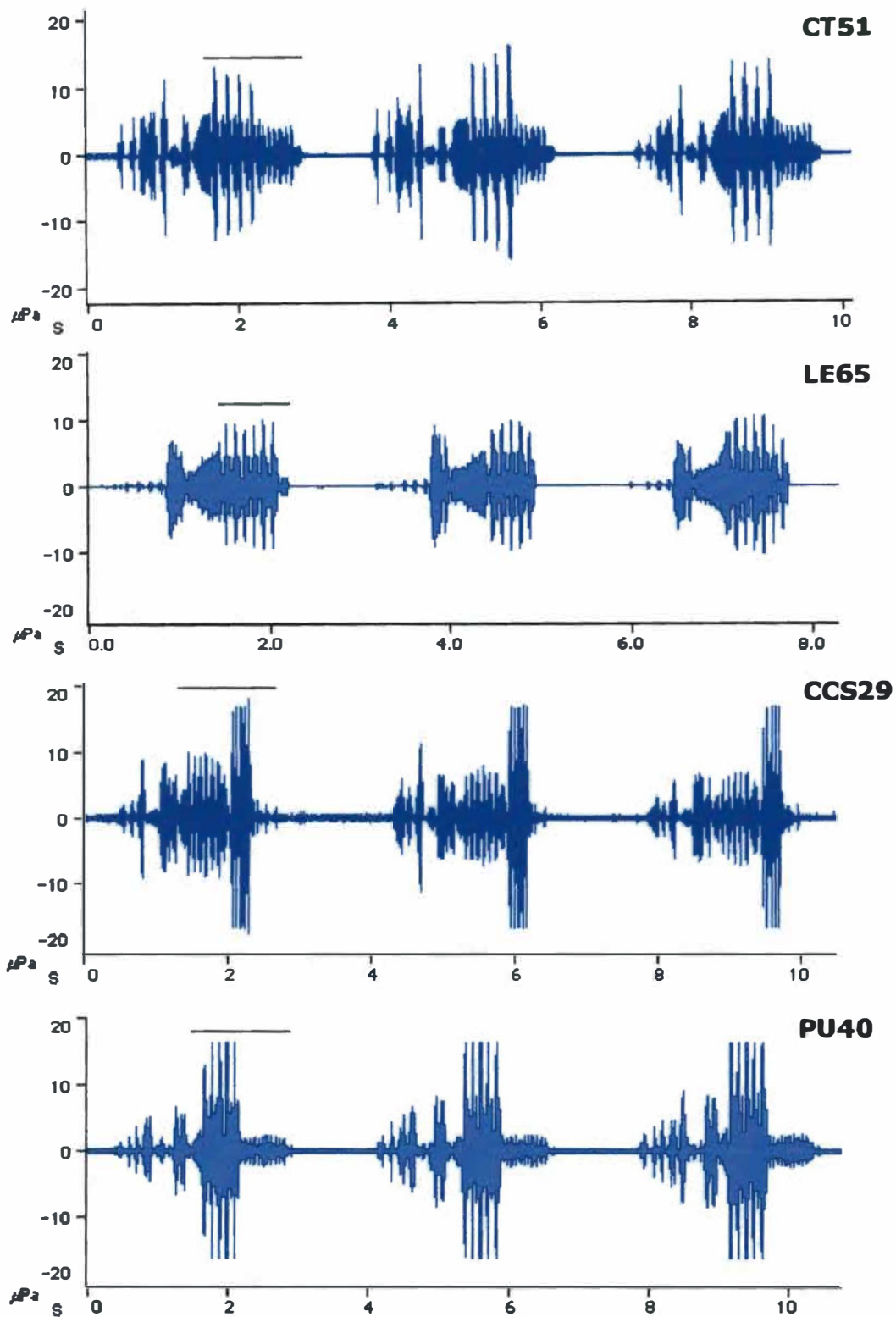


Figura 8: Oscilogramas mostrando os diferentes níveis relativos de intensidade nas partes dos cantos de *T. musculus*. Cada oscilograma, com três cantos, representa um indivíduo. O traço acima do oscilograma indica a segunda parte do canto (trínados). Note que esta parte apresenta maior intensidade em relação à primeira parte.

A determinação de um conjunto de cantos como sendo de um mesmo tipo foi baseada na segunda parte do canto. Ao considerar o número de supressões, substituições ou adições de sílabas e frases, podemos notar que a parte dos cantos que possui os trinados é conservativa em relação à parte introdutória. Dessa forma, quando um indivíduo canta um determinado tipo de canto, a seqüência de sílabas que precede os trinados pode se alterar (por supressão, adição, etc) constantemente, enquanto a segunda parte do canto se mantém a mesma, ou seja, o mesmo trinado (Tab. I do apêndice 3). Por outro lado, quando muda o trinado, quase que abruptamente, também pode ocorrer uma mudança completa das sílabas iniciais do canto, como em CCS29 (Tab. II do apêndice 3). Na tabela III do apêndice 3 temos um exemplo onde primeiro ocorre uma substituição e acréscimo gradual de sílabas na parte inicial do canto e depois há uma substituição do trinado.

3.3.1 As partes do canto

As frases do canto de *T. musculus* estão fixas em duas posições principais, que denominamos a primeira e a segunda parte. Esta separação ocorre segundo a microestrutura das notas (ver acima). Os trinados tonais modulados com maior intensidade, por exemplo, são emitidos sempre na segunda parte do canto; uma aparente exceção é quando ocorrem repetições aleatórias de uma ou mais notas da primeira parte ou observa-se a presença de um trinado formado pela nota E2. Este “trinado”, porém, se diferencia bastante dos trinados encontrados na segunda parte devido à sua microestrutura do tipo chiado curto e por ter uma duração muito curta em relação à maioria dos trinados da segunda parte. Estas discrepâncias morfológicas de estruturas superficialmente semelhantes situadas em partes diferentes do canto devem indicar funções distintas para elas, e evidenciam a sua não-homologia.

3.3.1.1 Primeira parte do canto

As notas introdutórias que compõem os cantos de *T. musculus* apresentam tipos muito variados de estruturas. Entre estas podemos encontrar notas muito

agudas, longas, curtas e, geralmente, de baixa energia (dB). O número de notas introdutórias varia bastante tanto entre os tipos de canto de um indivíduo quanto entre indivíduos. A quantidade de notas diferentes encontradas na primeira parte do canto foi de no mínimo duas e no máximo de 10 notas (média=5,7) e a quantidade máxima e mínima de notas foi de duas e 15 (média=7), respectivamente.

3.3.1.1.1 Os chiados

O chiado caracteriza-se pela qualidade ou tipo de som que ouvimos, intimamente ligado a sua estrutura fina, que deve ser do tipo vibrato, trinado ou trinado/vibrato (e.g. Borror 1965). Quando presente sua posição no canto é muito pouco variada, ocorrendo sempre na primeira parte do canto em diferentes trechos, podendo iniciá-lo com repetições de duas ou três notas iguais, ou podendo estar no centro e/ou formando a sintaxe um (v. acima).

Os chiados variam muito quanto à duração, à modulação de frequência e à estrutura fina. Entretanto, considerando-se apenas a duração, dois tipos mais frequentes de chiados estão presentes, que são um curto (média de 105 ms, $\pm 8,6$) (Fig. 9), como o D4, e um longo (média de 331 ms, $\pm 44,7$), como o E5 (Fig. 5)

Embora não tenham sido feitas análises acústicas de outros tipos de vozes, diferentes do canto, *T. musculus* possui ainda uma ampla variedade de chiados que parecem estar relacionados a diferentes tipos de comportamento, como contato da fêmea com o macho, ou vice-versa, e pedinchar de filhotes (obs. pess.). Chiados curtos, longos, muito longos e seqüências rápidas ou lentas de chiados curtos são exemplos dessa gama de variação.

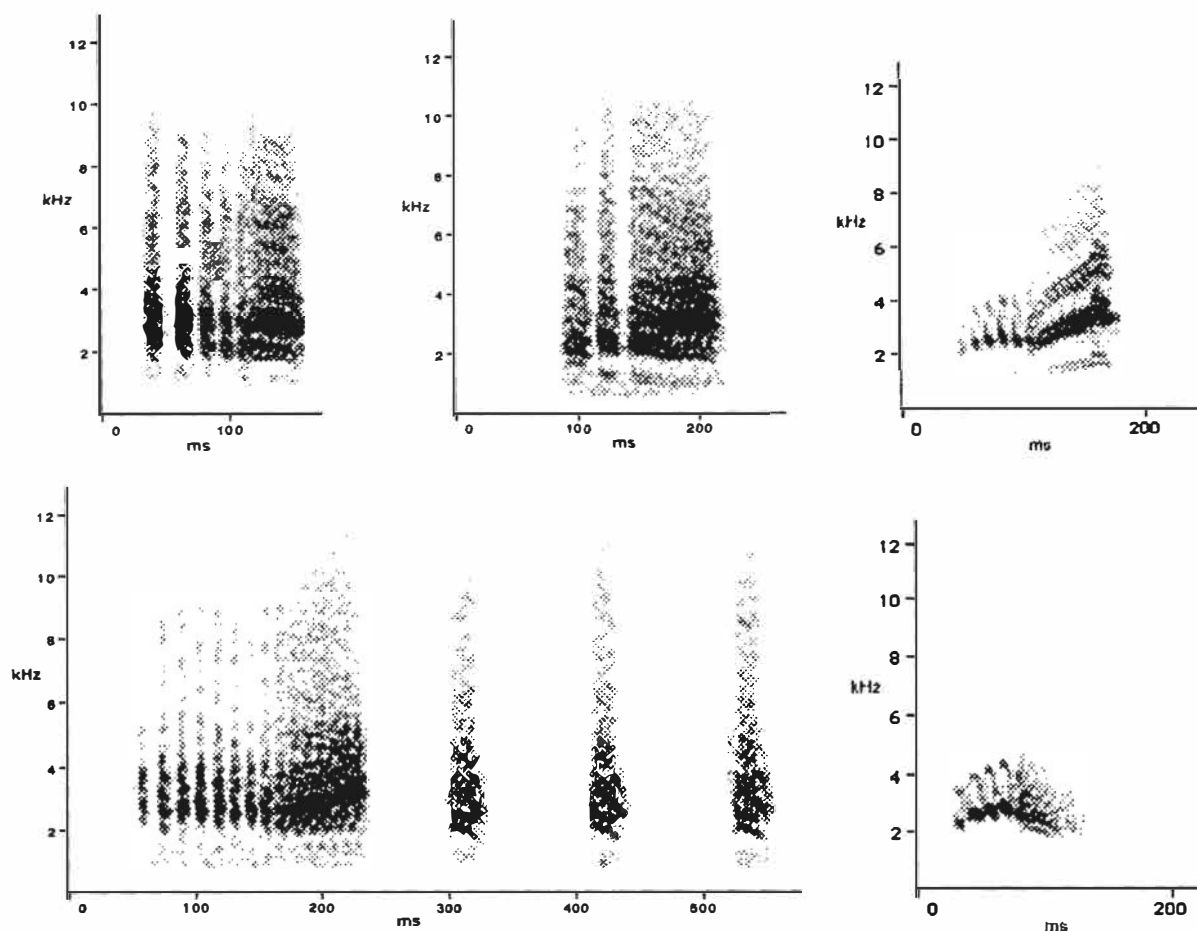


Figura 9: Exemplos de notas que soam como chiado, comuns na primeira parte do canto e em outros tipos de vocalizações. Da esquerda para a direita: acima, temos as notas F4, D4, G8 e abaixo, E7 (seguida de três notas E2) e C20. Estes são exemplos de chiados curtos. A nota E2 é único chiado muito curto encontrado nos cantos e o único tipo de chiado encontrado na segunda parte do canto.

3.3.1.1.2 Bifonação

O fenômeno da bifonação, onde duas ou mais notas diferentes se sobrepõem temporalmente (e.g. Greenewalt 1968, Miller 1977), também chamado de duas-vozes (*two-voice*) ou politonal (Beeman 1998) (Fig. 3), é outro componente característico da primeira parte do canto das cambaxirras. Assim como os chiados, as sílabas com bifonação são exclusivas dessa parte do canto.

3.3.1.1.3 Outros fenômenos acústicos

Alguns fenômenos acústicos parecem estar restritos à primeira parte do canto enquanto outros são compartilhados entre as duas partes. Alguns desses fenômenos, de ocorrência muito comum na primeira parte do canto e que, sendo ocasionalmente restritos a ela acabam por caracterizá-la, são: segmentos caóticos (Wilden et al. 1998), como o C13; sub-harmônicos (Wilden et al. 1998), como o A16; tonais complexas, como o D8; tonal com modulação de frequência periódica, como C18 e C1; repetição de pulso, como o B6; harmônico esparsos, como o C18 e harmônico denso, como o F3 (Beeman 1998).

3.3.1.2 Segunda parte do canto

A segunda parte do canto em geral ocupa praticamente a metade da sua duração total (Tab. 2), algumas vezes podendo ser maior devido à adição de sílabas ou à emissão de mais de um trinado, outras vezes sendo mais curta devido à presença de apenas um trinado e a uma grande adição de notas novas na primeira parte do canto.

As notas finalizadoras são diferentes daquelas dos trinados e podem aparecer em grupos de duas a quatro notas tonais, mas, normalmente, uma única nota finaliza os cantos dos indivíduos. Kroodsma (1973) evidenciou a ênfase por *T. aedon*, após ter sido estimulado por chama eletrônica, de uma nota finalizadora de alta frequência (aparentemente no segundo harmônico). Por possuírem, na maioria das vezes, uma intensidade muito baixa, não foi possível determinar os limites temporais e de frequência das finalizadoras de todos os trinados, o que nos impediu de utilizá-las nas comparações quantitativas entre os indivíduos. Apesar de normalmente possuírem uma baixa energia algumas vezes as finalizadoras são bem evidentes.

Apesar das dificuldades em analisar as finalizadoras foi possível encontrar uma organização sintática entre elas, chamada aqui de s2. Esta sintaxe, que também podemos chamar de "fí-po", foi classificada principalmente por causa da sua melodia e ritmo. Poderíamos descrevê-la da seguinte forma: (após o último trinado) uma nota

tonal com pequena modulação de frequência, podendo ser ascendente, descendente ou ascendente/descendente, precede outra nota tonal mais complexa, de menor intensidade e mais grave. Portanto, o “fí” seria a primeira nota mais aguda e o “po” a segunda, mais grave. Em alguns casos, como nos indivíduos CCS17 e LE64, a nota E2 encerrou os cantos após as finalizadoras. Esta nota, em todos os casos em que finalizou os cantos, apareceu finalizando a sintaxe 2 (Fig. 7), sendo esta a única situação em que encontramos uma nota do tipo chiado curto na segunda parte do canto.

3.3.1.2.1 Tipos e disposição dos trinados

No apêndice 4 estão apresentados todos os tipos de trinados cujos parâmetros acústicos completos foram medidos. Outros trinados, que foram avaliados apenas visualmente, não estão expostos no apêndice 5. Em 79% dos indivíduos (N=29), os cantos apresentaram mais de um trinado na segunda parte do canto. Quando isso aconteceu, os dois trinados eram notavelmente diferentes no que tange, pelo menos, à amplitude de frequência (AF) e à duração. Contudo, como pode ser visto no apêndice 4, a diferença entre os trinados abrange não só essas duas variáveis, mas também a intensidade, o tipo de modulação de frequência (FM) e diferenças mais sutis entre as outras variáveis medidas.

Se compararmos visualmente os diferentes tipos de trinados que podem aparecer nos cantos de um indivíduo, logo veremos que eles são bem diferentes segundo alguns dos seis parâmetros avaliados. Normalmente, um trinado com maior duração e maior amplitude de frequência é seguido por outro trinado de menor duração e menor amplitude de frequência, ou vice e versa. Duas formas mais notáveis foram os trinados com maior amplitude de frequência, que quase sempre apresentaram duas notas por sílaba além de uma maior duração do que aqueles com curta amplitude de frequência.

Na maioria dos indivíduos (86%; n=25), pelo menos uma das seqüências de

cantos apresentou trinados formados por sílabas de duas notas e de grande da amplitude de frequência, por exemplo os trinados B17 e F1 no apêndice 4. De cinco indivíduos de outras localidades, que tiveram apenas uma avaliação visual de seus cantos, três apresentaram cantos com dois trinados, um dos quais possuía sílabas com mais de uma nota.

Trinados com pequena amplitude de frequência também são bem representados nos cantos da população estudada, e quase sempre estão acompanhando os trinados de grande amplitude de frequência. Assim, as variações em tipos de trinado ocorrem basicamente em dois grupos: aqueles com duas notas, que normalmente apresentam maiores duração e amplitude de frequência, e aqueles com apenas uma nota, que geralmente apresentam pequena duração e pequena amplitude de frequência.

3.3.1.2.2 Modulação de frequência nos trinados

Uma característica muito marcante do canto de *T. musculus* é o seu caráter chilreado. Este perfil está relacionado basicamente à ampla e rápida modulação de frequência das sílabas dos trinados e ao pequeno intervalo de tempo entre elas. Entretanto, parece que as sílabas compostas por notas com diferentes variações na amplitude das frequências, que se alternam no decorrer do tempo, são as maiores responsáveis por este fenômeno. Mais especificamente, essas notas modulam na frequência em um ou dois sentidos principais, ou seja, ascendendo, descendendo, ascendendo-descendendo ou descendendo-ascendendo dentro de ritmos muito pouco variados, mas com longa duração.

Os trinados com sílabas múltiplas, ou seja, formados por duas ou mais notas por sílaba, apresentaram modulações descendentes de frequência onde a primeira nota da sílaba sempre teve uma faixa de frequência mais alta que a segunda ou a terceira nota (v. apêndice 4). Outras sílabas dos trinados apresentaram uma ordem inversa de modulação de frequência, mas neste caso as sílabas eram formadas por uma única nota (v. B15 e B13 no apêndice 5).

3.4 Coeficiente de Variação

3.4.1 Primeira parte

Devido a dificuldades de se delimitar a frequência mínima, a frequência máxima e a amplitude da frequência das sílabas da primeira parte do canto, apenas o intervalo entre as sílabas, a duração e a frequência dominante das sílabas foram medidos.

Apenas 15 indivíduos (281 cantos) passaram pela análise do coeficiente de variação. A ordem crescente dos CV das três variáveis medidas na primeira parte do canto foi: o intervalo (CV = 0,07), a frequência dominante (CV = 0,11) e a duração das sílabas (CV = 0,14) (Tab. 3). A amplitude da duração (184 ms) foi o dobro daquela do intervalo (90,4 ms). A amplitude da duração e da frequência dominante (3,7 kHz) estão bem próximas àquelas da segunda parte do canto, que são, respectivamente, 146 ms e 2,7 kHz, enquanto a amplitude dos intervalos é bastante diferente (17 ms nos trinados).

Tabela 3: Coeficientes de variação dos parâmetros medidos da primeira parte e da segunda parte dos cantos de *Troglodytes musculus*. Note que o intervalo e a duração são os parâmetros com a menor quantidade de variação encontrada, tanto na primeira quanto na segunda parte do canto. Os trinados grandes possuem menor quantidade de variação que os pequenos. Os números que compartilham # ou * não são significativamente diferentes entre eles (-3,5 <Z> 24,9; p > 0,01).

Parâmetros	Primeira parte	Segunda parte		
		Todos	Longos (68 cantos)	Curtos (213 cantos)
Intervalo	0,07	0,056	0,05	0,05
Duração	0,11	0,09	0,05	0,07
Dominante	0,14	0,16	0,09 #	0,11
Maior	-	0,19	0,08 #	0,13
Menor	-	0,25	0,15 *	0,26
Δ F	-	0,52	0,16 *	0,45

3.4.2 Segunda parte

O cálculo do CV mostrou a seguinte ordem crescente de quantidade de variação por variável medida: intervalo entre as sílabas (média=22,21 ms; CV=0,056), duração das sílabas (média=83,2 ms; CV=0,09), frequência dominante (média=3,35 kHz; CV=0,16), frequência maior (média=4,04 kHz; CV=0,19), frequência menor (média=1,9 kHz; CV=0,25) e a amplitude da frequência (média= 2,4 kHz; CV=0,52). Esses CV tiveram um alto índice de significância entre eles, com $p < 0,001$ ($-3,5 < Z > 24,9$), rejeitando-se assim a hipótese nula.

Porém, pela avaliação do gráfico de variação das médias dos parâmetros de frequência de cada trinado (Fig. 11), observamos que a amplitude em que cada parâmetro está variando não corresponde ao grau de variação desses parâmetros segundo os valores do CV. Se considerarmos que os parâmetros com menor amplitude de variação teriam uma menor chance de se sobrepor aos parâmetros de outras espécies, estes parâmetros de frequência deveriam ser, em ordem crescente de amplitude: a menor frequência, a frequência dominante, a amplitude de frequência e a maior frequência.

Assim, parece haver uma contradição entre a quantidade de variação dos valores das variáveis e o tamanho dos limites em que elas podem variar. Aqueles parâmetros com menor amplitude de variação e CV devem ser os mais indicados para conduzir as informações específicas.

Uma outra comparação feita entre os CV levou em conta dois tipos ou grupos possíveis de trinados, os trinados longos, aqueles que possuem maior AF e duração, e os curtos, ou seja, com menor AF e duração. Esta divisão foi realizada através da análise de agrupamento aplicada aos valores médios de cada parâmetro dos trinados de cada indivíduo. Três grandes grupos foram formados. Porém, a maior semelhança estrutural entre alguns trinados do grupo intermediário, como uma maior AF e a presença de duas notas, foi utilizada subjetivamente e com o auxílio da análise de

agrupamento para agrupar os trinados, o que levou à formação de apenas dois grandes grupos, chamados aqui de *longos* e *curtos*. Na figura 11 podemos visualizar melhor as diferenças entre os parâmetros desses dois grupos ($Z \geq -3,7$; $p \leq 0,001$).

Na tabela 3, que mostra o comportamento da quantidade de variação entre as variáveis da população como um todo e dos dois grupos de trinados formados, podemos observar que a ordem de variação se mantém entre eles em três níveis, segundo a ordem crescente de variação, o que indica que os trinados que formam estes dois grupos possuem os mesmos parâmetros mais conservativos e mais variados, mas não é completamente correspondida pelo limite disponível (amplitude) para a variação deles.

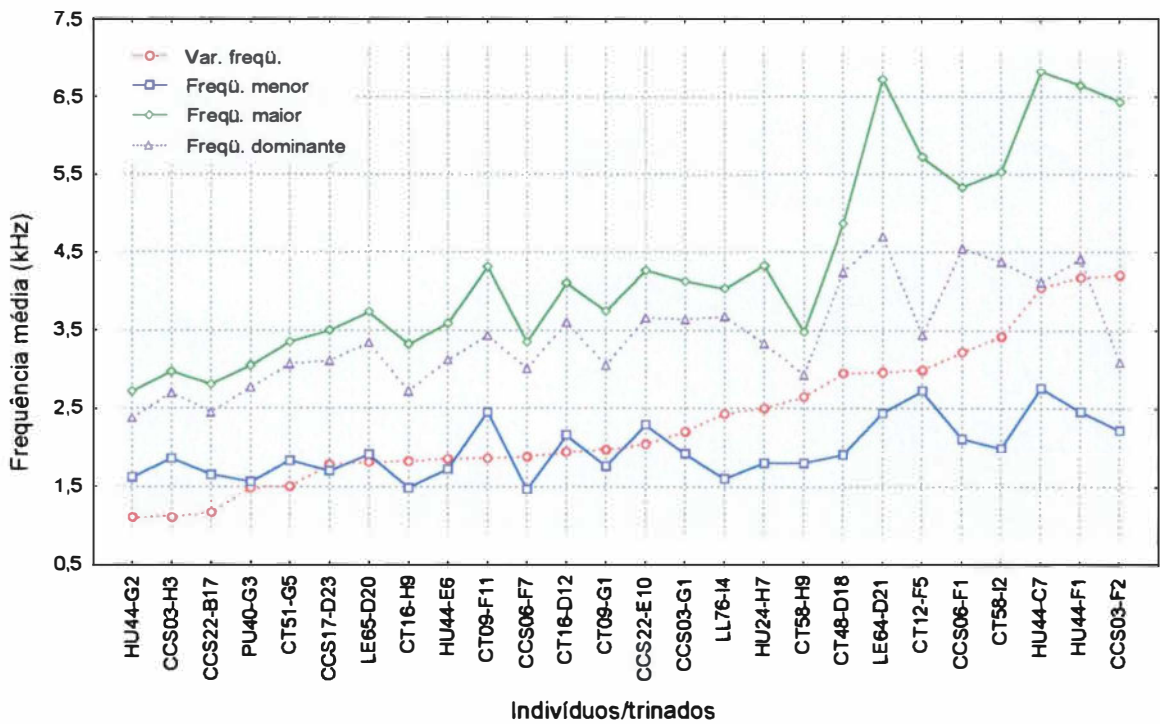


Figura 10: Variação da amplitude dos quatro parâmetros de frequência de 26 trinados organizados segundo a ordem crescente da amplitude de variação da frequência. Apesar do maior CV da fme a sua amplitude de variação foi bem menor que a amplitude da fma. A maior amplitude da variação de frequência separa os trinados *grandes* dos *pequenos*.

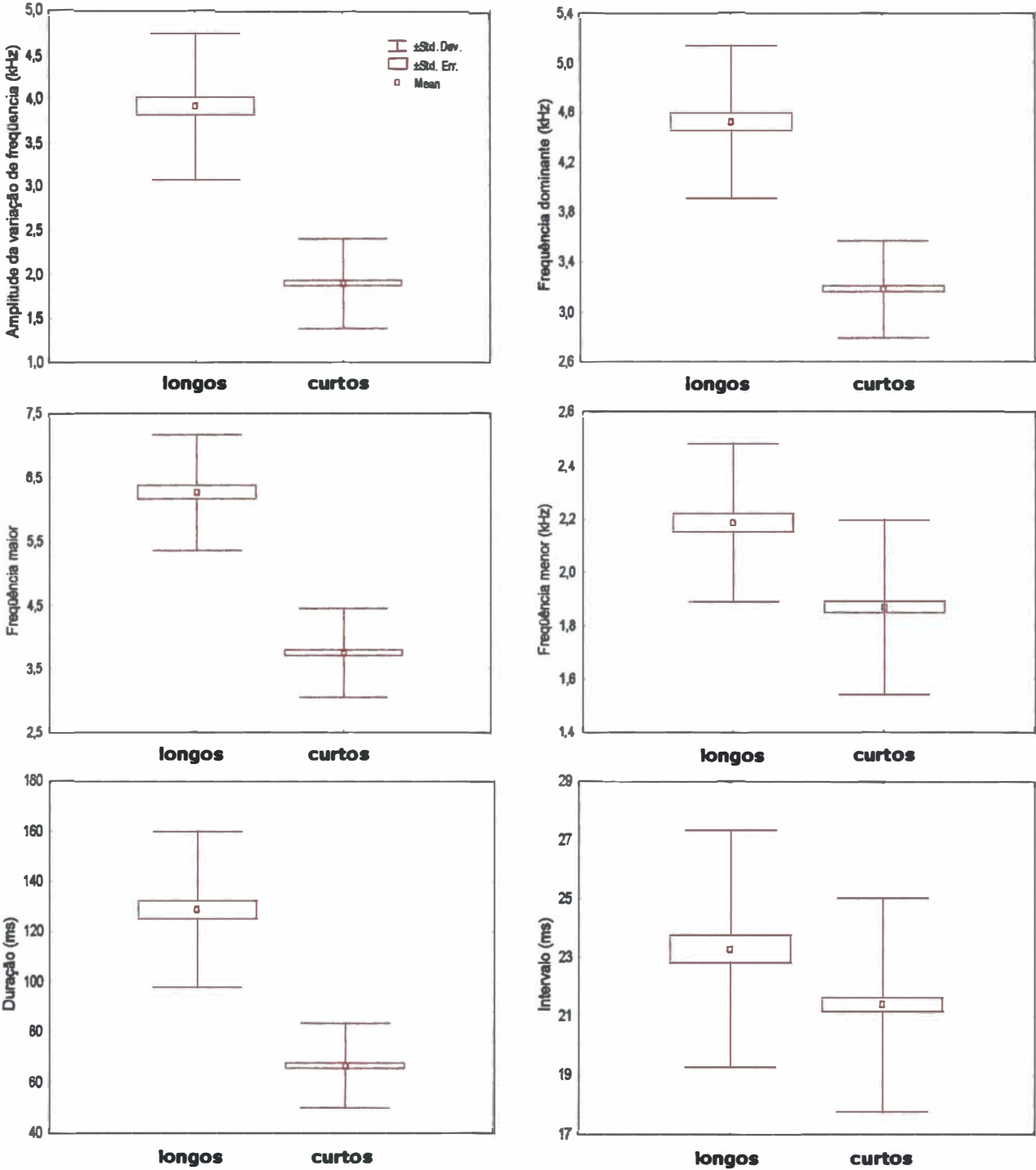


Figura 11: Comparação dos trinados do tipo *longo* e *curto* segundo cada parâmetro acústico avaliado. Observar que em quase todos os parâmetros não há sobreposição de valores entre esses dois grupos de trinados. A duração e a frequência maior são as características mais marcantes desses dois grupos. Em cada quadro, o ponto central representa a média, o retângulo o desvio padrão e os traços verticais a amplitude de variação.

4.0 DISCUSSÃO

4.1 O canto: composição, duração e organização

Segundo Lanyon (1960), as diferenças existentes entre os cantos de *T. aedon* e *T. brunneicollis* não distinguem uma espécie da outra mas, para Brumfield e Capparella (1996), as diferenças entre *T. aedon* e *T. musculus* são aparentes. Devido à diferença de abordagens que se observa nos estudos existentes sobre a bioacústica do gênero *Troglodytes*, há uma grande dificuldade de comparação entre as diversas características do canto de *T. musculus* com a de seus congêneres, mesmo entre *T. aedon* e *T. troglodytes*, que possuem muitos estudos neste campo.

O canto de *T. musculus* é bastante variado quando comparado ao de outras espécies que possuem a mesma forma de cantar (variação eventual) como, por exemplo, os trogloditídeos *Thryothorus ludovicianus* e *Campylorhynchus brunneicapillus* (Kroodsma 1977). No entanto, quando se compara *T. musculus* com *T. aedon*, *T. brunneicollis* e *T. troglodytes*, todos cantores de variação eventual, as três primeiras espécies parecem ter o mesmo grau de complexidade do canto enquanto a última possui um canto quatro vezes maior (Kroodsma 1977), com uma média de 37,1 sílabas diferentes por canto (Horne 1995), o que foi considerado um pináculo da complexidade de canto (Kroodsma 1980).

O número médio de sílabas diferentes encontradas em nosso estudo foi intermediário aos valores achados por Tubaro (1990) nas duas populações estudadas por ele. Entretanto, quando consideramos a variação por indivíduo, e não por sequência de cantos, encontramos uma quantidade muito maior de sílabas diferentes por indivíduo do que aquela encontrada por Tubaro em qualquer das populações. O fato de que cada indivíduo pode cantar um ou mais tipos de cantos por sequência de cantos pode influenciar drasticamente a nossa amostragem quando estamos interessados em estudar a variação do canto nesta espécie. A análise de uma grande quantidade de gravações de cantos para cada indivíduo é necessária para se ter uma

idéia do tamanho do repertório da espécie. Platt e Ficken (1987), que trabalharam com *Troglodytes aedon* na região Neártica, mediram apenas as variações ocorridas em uma fração de cada canto (apenas a segunda parte) de suas amostras. Dessa forma, a variação encontrada por eles, um a seis (média=2,92), não pode ser comparada à do nosso trabalho.

Platt e Ficken (1987) encontraram um alto grau de compartilhamento de sílabas entre os únicos quatro indivíduos (vizinhos) de *T. aedon* que eles estudaram. Kroodsma (1973) encontrou o compartilhamento de sílabas entre duas espécies simpátricas de diferentes gêneros, *T. aedon* e *Thryomanes bewickii*. Isto pode ser explicado pelo fato de que as cambaxirras podem copiar o canto de outros indivíduos coespecíficos (*imitation*) ou de outras espécies (*mimicry*) (Kroodsma 1973, Tubaro 1990, 1991), mas a improvisação, ou seja, o desenvolvimento de um novo modelo sem referência externa, mas de acordo com os padrões da espécie, também pode acontecer (Tubaro 1990, 1991).

A duração dos cantos encontrada neste trabalho foi maior, mas muito próxima, às aquelas encontradas por Tubaro (1990) e Kroodsma (1977). Tubaro (1990), em seu estudo com *T. musculus* na Argentina, achou um valor médio da duração dos cantos para os oito indivíduos estudados na localidade de Lujan igual a 1,83 s, e para os oito indivíduos da localidade de Magdalena, igual a 1,57 s (de 146 cantos analisados). Kroodsma (1977) encontrou uma média de 1,7 s para *T. aedon*, enquanto Platt e Ficken (1987), que mediram somente a segunda parte do canto, acharam uma média igual a 1,25 s (de 220 cantos analisados de quatro indivíduos de *T. aedon*). Comparando apenas a duração da segunda parte do canto em Platt e Ficken (1987), *T. musculus* ($\bar{x} = 0,87$ s, $\pm 0,26$, $n=13$) apresentou um valor menor do que aquele encontrado para *T. aedon*. Quando analisamos o comportamento da variação da duração dos cantos percebemos que a sua flutuação, para mais ou para menos, parece estar intimamente relacionada com a motivação do indivíduo (obs.pess.). A adição ou supressão de sílabas ou trinados ao canto, portanto, pode depender da situação em

que o indivíduo se encontra e assim determinar a duração máxima do canto. Por isso, a duração do canto não deve ser importante para o reconhecimento específico, o que geralmente acontece com outras espécies (Becker 1982).

Diferentemente de algumas espécies, como *Melospiza melodia*, que possui frases que flutuam para diferentes posições do canto do indivíduo (Borrer 1968), as frases de *T. musculus* são fixas em duas posições principais de seus cantos, ou seja, a primeira e a segunda parte. Embora o canto de *T. aedon* tenha sido considerado muito parecido com o de *T. musculus* (e.g. Kroodsma 1977, Brumfield e Capparella 1996), Kroodsma (1977) observou que o "canto de *T. aedon* consiste de crescentes números de trinados com outros componentes do canto intervindo". Uma das diferenças que podemos observar entre essas espécies é o fato de ocorrerem trinados na primeira parte do canto em *T. aedon* (Kroodsma 1973). Com exceção do trinado formado pela nota E2 e da repetição aparentemente aleatória de certas sílabas, em nenhuma das nossas amostras encontramos trinados do tipo tonal modulado na primeira parte do canto. Platt e Ficken (1987), parecem confirmar esta tendência de *T. aedon* ter mais trinados como visto por Kroodsma (1977), apesar de poder ser de trinados mais longos, quando descrevem uma duração de 1,25 s para a segunda parte do canto de *T. aedon*, contra 0,89 s da população do Fundão. Além disso, na segunda parte do canto, o número máximo de trinados registrados foi igual a três e a maioria dos cantos (80 %) apresentou apenas dois trinados.

Os trinados não parecem apresentar qualquer relação sintática com a seqüência de notas que os precedem. Em nenhum dos cantos analisados, onde havia ou não algum tipo sintático compartilhado entre os indivíduos, foi observada qualquer relação sintática da parte inicial do canto com os trinados, o que ocorreria se, por exemplo, com a mudança de um determinado tipo de nota para outro na primeira parte houvesse uma modificação correspondente na segunda. Através de um estudo com dois tipos de cantos diferentes de *Parus caeruleus*, Doutrelant *et al.* (1998) sugeriram que, por facilitar o reconhecimento

específico entre indivíduos co-específicos em simpatria com *Parus major*, uma das populações estudadas teria evoluído um trinado ao final de seus cantos. Rice *et al.* (1999) também sugerem que o trinado em *T. musculus* pode ter surgido a partir de um canto sem trinado. Essa provável falta de relação sintática entre a primeira e a segunda parte do canto pode vir a reforçar a idéia de funções independentes entre as partes, que é indicada também pelos tipos estruturais de cada parte.

4.2 Parâmetros conservativos

A falta de diferenças significativas entre os cantos de *T. aedon* e *T. brunneicollis* (Lanyon 1960), assim como entre *T. musculus* e *T. aedon*, nos leva a pensar se *T. musculus*, e talvez também *T. aedon* e *T. brunneicollis*, que provavelmente possuem trinados bastante parecidos aos da cambaxirra, seria capaz de responder a cantos modificados onde o modo de modulação de frequência no tempo, característica bastante conservativa, estivesse completamente ausente ou modificado em diferentes dimensões. Isto só poderá ser avaliado se forem aplicados testes de chama eletrônica de cantos da espécie que sofreram essas modificações previamente no laboratório.

Considerando a pequena variação do intervalo entre sílabas, segundo a hipótese dos parâmetros mais conservativos, este seria o melhor candidato a parâmetro de reconhecimento específico, como acontece com muitas espécies (Becker 1982). Para *T. troglodytes*, o intervalo parece não ser usado para o reconhecimento específico, pois a chama eletrônica de cantos com diferentes durações de intervalo não alteraram significativamente o nível de resposta a eles em relação à chama eletrônica do canto natural desta espécie (Brémond 1986). O comportamento do grau de variação de todos os trinados medidos é espelhado pelas suas partes, os trinados *curtos* e *longos*, a não ser pela frequência dominante nos *grandes*, que está variando menos que a frequência *maior*. Juntamente com o intervalo entre sílabas, a duração das sílabas também se mostrou consideravelmente menor que as outras quatro variáveis.

A menor amplitude de variação da frequência *menor* parece mostrar uma maior tolerância a variações da frequência acima de uma determinada faixa mínima de frequência, como visto por Becker (1976 apud Becker 1982), Dabelsteen e Pedersen (1985) e Nelson (1988). Nestes trabalhos, a força de resposta das aves a cantos modificados, durante um teste de chama eletrônica, foi menor para cantos com a frequência diminuída do que aumentada, possivelmente porque a diminuição da Fme representa uma maior alteração relativa do que o seu aumento (Nelson 1988).

A frequência maior, apesar da sua grande amplitude média de variação (4,25 kHz) apresentou um CV consideravelmente menor (0,196) que a frequência menor (CV = 0,260) que, por sua vez, teve a menor amplitude média de variação (1,3 kHz). Apesar do maior grau de variação da Fme, seu pequeno limite de variação pode estar relacionado com o limite máximo em que a frequência específica (menor) poderá variar quando uma Fma estiver sendo usada, ou seja, a ampla faixa de variação da Fma de uma sílaba estaria ancorada a um pequeno limite de amplitude da Fme, apesar da sua grande quantidade de variação (CV) relativa dentro deste limite. Do contrário, a frequência menor seria pouco importante devido à sua grande quantidade de variação em relação a todos os parâmetros, menos o AF.

Embora o intervalo entre as sílabas dos trinados tenha sido o parâmetro mais conservativo, as aves não possuem apenas um parâmetro acústico responsável pelo reconhecimento específico (Becker 1982), mas usam diferentes parâmetros para garantir o reconhecimento pelos ouvintes. Como exemplo, Aubin e Brémond (1983) comprovaram que *Alauda arvensis* utiliza três parâmetros para o reconhecimento específico, que são a amplitude de variação de frequência, a frequência dominante e o comportamento temporal das estruturas do canto. Dessa forma, a frequência maior e a dominante podem dividir a função de sinais espécie-específicos com o intervalo segundo a hipótese das características invariáveis, porém, o intervalo e a duração, como os parâmetros menos variados, segundo o CV dos valores transformados em

logarítmicos, determinam uma das características mais notáveis dos cantos desta espécie, que é o seu ritmo.

Quando os indivíduos estão mais próximos uns dos outros eles podem se reconhecer pelas estruturas finas das notas (ex. Bauer e Nagl 1992). Sendo assim, a primeira parte do canto de *T.musculus* poderia desempenhar a função de reconhecimento individual, não servindo apenas para o floreamento do canto ou de comunicação com as fêmeas.

Se os diferentes tipos de trinados são responsáveis pela condução dos mesmos sinais “específicos” é esperado que eles compartilhem o mesmo grau de variação para os mesmos parâmetros. Na tentativa de avaliar os trinados separadamente, os dois grupos formados apresentaram uma semelhança muito grande entre os coeficientes de variação (Tab. 3), indicando que eles possuem o mesmo nível de variação (relativa). Deve-se notar que apesar do CV entre os grupos ser muito parecido para cada tipo de parâmetro, estas variações ocorrem para grandezas relativamente diferentes que se sobrepõem a diferentes graus (Fig. 11). Como esta divisão de dois grupos de trinados é bastante subjetiva, deve-se procurar outras formas de avaliar a importância de cada tipo de trinado no canto da espécie, como por exemplo o teste de chama-eletrônica.

Os diferentes tipos de trinados poderiam conduzir não só diferentes informações, como individual e motivacional, mas também diferentes parâmetros específicos. Assim, uma grande variação da amplitude de frequência poder ser um dos parâmetros específicos predominantes nos trinados com maior duração de suas sílabas, enquanto nos trinados com menor duração prevaleceria a alta taxa de repetição das frequências dentro da faixa média de frequência de 1,8 kHz a 3,7 kHz. A cambaxirra, portanto, poderia escolher qual ou quais trinados ela cantaria em um determinado momento do seu ciclo reprodutivo para uma determinada situação. Um caso semelhante a este é o que acontece com alguns Parulídeos, que possuem mais de um tipo de canto que são usados em situações específicas (e.g Kroodsma 1981).

Outro caso interessante, e incomum, que parece demonstrar esta idéia é o que acontece com o trinado F5 de CT12, que foi inserido no grupo dos pequenos devido à sua duração. A variação da frequência deste trinado é de 2,6 kHz a 5,8 kHz, se encaixando melhor no grupo dos trinados com amplo VAF. A grande amplitude de frequência de suas sílabas contrasta com a duração das mesmas, que são muito curtas em comparação com aquelas dos trinados *grandes*. Talvez esta sílaba fosse mais bem alocada no grupo dos trinados *grandes*. Em uma seqüência de canto seguinte o indivíduo produziu o mesmo trinado mas com a frequência máxima em torno de 4,3 kHz. Em uma terceira seqüência observa-se um trinado de estruturas muito semelhantes porém com a duração um pouco maior e com uma variação de frequência de 3,5 kHz a 7 kHz (trinado F6). Assim dizendo, múltiplas combinações espectrais e temporais parecem ocorrer. Em cada tipo de trinado uma nova combinação de parâmetros específicos poderia estar sendo mais valorizada que outras, o que pode estar sendo expresso na grande variedade de tipos de trinados dos cantos de *T. musculus*.

4.3 Floreamento dos cantos, redundância e motivação

A diversidade dos cantos de alguns indivíduos pode estar relacionada ao floreamento do canto. A composição do canto durante este comportamento pode mostrar que o indivíduo, por exemplo, é mais experiente, forte ou mais capaz de adquirir território ou fêmeas (ex. Searcy et al. 1985, Searcy e Andersson 1986, Reid et al. 2004). Em *T. musculus* o floreamento e a motivação talvez sejam representados pelo comprimento e número de trinados ou mesmo pelo comprimento e diversidade de sílabas da primeira parte. Em *T. aedon*, esta parte do canto é bastante expressiva nos cantos de alguns indivíduos, como pode ser visto nos sonogramas apresentados em Lanyon (1960) e Kroodsma (1973), mas pouca atenção foi dada a ela por estes e outros autores.

Outra característica que pode servir tanto para a motivação quanto para o

floreamento do canto é a repetição de tipos de cantos ou das estruturas internas deles. Os dois casos de longas repetições de um mesmo tipo de canto vistos anteriormente, CCS17 e LE65, mostram um comportamento de ampla redundância de uma macro estrutura (o canto) comparados à média de produção de cantos dos outros indivíduos. Este comportamento parece estar relacionado à manutenção territorial e/ou ao contato com uma companheira (Johnson e Kermott 1990, 1991, Johnson e Searcy 1996). Já para CT51 e PU40, ambos com três seqüências de cantos diferentes, a diversidade de cantos provavelmente estaria relacionada à intensa atividade territorial no momento da gravação, devido aos vizinhos que cantavam bem próximos a eles ou, no caso de CT51, à execução de chama eletrônica com a sua própria voz.

Internamente os cantos também apresentam repetições das suas estruturas, o que acontece tanto na primeira quanto na segunda parte do canto. O trinado é o caso mais óbvio dessa redundância. Com diferentes taxas de AM, os trinados podem funcionar como uma forma de enfatizar uma mesma informação no tempo ou de driblar as inconstâncias do meio quando estas afetam apenas parte de suas sílabas. Wiley e Richards (1978) acreditam que o receptor pode predizer o sinal inteiro a partir de alguns de seus elementos ou da média dos sinais recebidos ao longo do tempo. Portanto, mesmo se grande parte do canto for degradada durante a propagação, a transmissão do sinal ainda se mantém efetiva (Mathevon e Aubin 2001).

Apesar de não terem estudado a primeira parte do canto de *T. aedon*, Platt e Ficken (1987) supuseram que a baixa energia investida nesta frase indicava uma comunicação com a companheira que estava a curta distância do macho. Esta suposição divide o canto dessa espécie em uma parte (primeira) a qual a fêmea deverá ouvir a curta distância do macho e outra (segunda) que ela ouvirá a distâncias tão longas quanto além dos limites territoriais dos machos. Neste sentido, não haveria necessidade dos machos ouvirem a primeira parte do

canto, ou seja, a longa distância os trinados seriam suficientes para a identificação e a atração e, em contato próximo, a parte introdutória poderia fazer efeito.

Se a primeira parte está direcionada à fêmea o macho poderia variar esta parte independentemente da segunda, ou seja, a variação da primeira parte estaria ligada momentaneamente à motivação que o macho teria com a fêmea, ou mesmo com outros machos mais próximos fisicamente. Esta hipótese poderia ser testada de forma que, numa primeira fase, fêmeas isoladas fossem expostas a cantos com um único tipo de trinado mas com diferentes introduções. Numa segunda fase, essas fêmeas ouviriam cantos com uma mesma parte introdutória e a diferentes trinados. Dessa forma poderíamos medir a variação (tipo e intensidade de comportamento) para cada experimento.

Mas o que encontramos na primeira parte do canto de *T. musculus* é uma ampla variação da riqueza de notas, duração variada e, em relação à segunda parte, estruturas mais complexas e com menos energia. O investimento sólido nesta parte do canto, após a chama eletrônica (em CT51) ou no encontro territorial (em PU40), indica uma provável importância dessas estruturas na comunicação entre machos territoriais vizinhos, como por exemplo, para demonstrar uma determinada motivação. Realmente as notas da primeira parte do canto não garantem a comunicação à longa distância, devido à baixa energia e ao tipo estrutural delas, mas poderiam servir tanto para o contato com a fêmea, que se encontra perto do macho, quanto ao encontro mais “agressivo” entre machos vizinhos. Por outro lado, as diferenças nas notas com bifonação, por exemplo, poderiam auxiliar no reconhecimento individual dos pais pelos filhotes (Miller 1977).

A motivação talvez também possa explicar o número diferente de trinados da segunda parte do canto. Ficken e Ficken (1973) observaram que a motivação

em *Vermivora chrysoptera* pode ser codificada através da alteração no número de notas terminais de seus cantos.

4.4 Transmissão através dos territórios

A primeira parte do canto não pôde ser avaliada em todos os mesmos parâmetros usados para os trinados, o que dificulta a determinação dos sinais de identidade específica desta parte. Porém, podemos prever que, se existem características com função de reconhecimento específico nela, as mesmas devem ser utilizadas em encontros de curto alcance entre os indivíduos co-específicos. Isto é uma consequência da baixa capacidade de propagação das notas introdutórias a longas distâncias devido aos tipos de estruturas que as compõem (Holland et al 2000) e da pequena quantidade de energia contida nelas. Dependendo da distância em que um macho se encontre de outro ele poderá ouvir e identificar as características estruturais da primeira frase do canto e reagir de acordo com a informação recebida, caso contrário, a identificação do canto só será efetivada pela segunda frase do canto. A maior intensidade da segunda parte do canto aumenta a probabilidade do sinal de atingir um receptor que se encontra ao longe, além dos limites do território de *T. musculus*, que é de 25 m a 50 m de raio (Skutch 1953). Dessa forma, a importância dos trinados, ou de parte deles, como transmissores dos parâmetros específicos a longa distância é reforçada pela quantidade de energia que eles conduzem em relação à primeira parte do canto.

Considerando apenas a segunda parte do canto, um outro problema surge quanto à identificação específica. Nesta parte do canto podemos encontrar um ou mais tipos diferentes de trinados por canto que se diferenciam por várias características, mas principalmente pelas diferentes variações da amplitude de frequência e taxa de modulação de amplitude (AM) (que é o número de sílabas produzidas por segundo). A questão que surge então é se todos esses trinados têm a mesma função de transmissores dos sinais da identidade específica.

Segunda a hipótese da adaptação acústica, a tomada estratégica de uma posição em poleiros altos, onde a ave deve maximizar a transmissão do seu canto (e.g. Wiley e Richards 1978, Catchpole e Slater 1995), assim como a recepção dos cantos dos vizinhos (Mathevon et al. 1996), deve favorecer a transmissão dos trinados com maior AM, que se degradam mais com a aproximação do chão. No caso da população de *T. musculus* da Ilha do Fundão, as maiores restrições à transmissão dos cantos devem ser causadas pela usual proximidade das aves às construções existentes em suas áreas de vida, o que promove grande quantidade de reverberação nos cantos, e pelo vento que, particularmente na área de estudo, é bastante constante e às vezes forte. Neste contexto, HAA prevê duas características principais que podem favorecer a transmissão de sinais em poleiros altos, que são notas de baixa frequência e a redundância.

A redundância é encontrada em ambos os tipos de trinados, assim como notas com baixa frequência, mas é nos trinados de menor VAF que encontramos uma maior taxa de AM, ou seja, uma importante restrição à propagação em ambientes fechados, onde existe maior reverberação. As frequências altas (acima de 5 kHz) em geral se degradam mais em ambientes fechados, devido às barreiras encontradas, do que em ambientes abertos, mas se atenuam mais nestes ambientes, devido à maior instabilidade desse meio. Portanto, os trinados com maior AF, ou seja, os que possuem as frequências mais altas ($x > 5$ kHz), poderiam sofrer mais com a atenuação dependente da frequência que os trinados de menor AF, embora a grande quantidade de energia dedicada aos trinados de maior AF possa garantir uma menor atenuação das frequências mais altas.

Os diferentes tipos de trinados não poderiam estar compartilhando suas funções em um ambiente estruturalmente complexo? Podemos supor que sim, com um certo tipo de trinado transmitindo informações da espécie mais eficientemente do que outro numa determinada posição de canto, ou poleiro (ver motivação acima). Richards e Wiley (1980) supuseram que a emissão de trinados a altas taxas de AM em ambientes

fechados poderia estar relacionada a contatos mais próximos com outros indivíduos, já que os trinados sofreriam menos reverberação a distâncias mais curtas. Em *T. musculus*, portanto, os trinados de menor AF deveriam estar mais envolvidos na transmissão das características específicas, contidas neles, em poleiros mais baixos. Mas esta função poderia ser garantida também pelos parâmetros específicos contidos nos trinados de maior AF, como por exemplo a frequência dominante, que não possui uma faixa de frequência muito alta que poderia se degradar excessivamente em poleiros mais baixos. No contexto da adaptação acústica, a evolução poderia ter favorecido, pela diversificação de estruturas, uma maior eficiência e garantia da transmissão dos sinais num ambiente estruturalmente complexo (ver Podos 1997). O que pudemos observar nos cantos dos indivíduos amostrados, de fato, é que eles apresentam quase sempre (80%) dois tipos de trinados em cada tipo de canto.

Richards (1981) notou que o canto dividido em duas partes de *Pipilo erythrophthalmus* desempenhava uma função distinta em cada parte. Ele observou que a primeira parte do canto estava direcionada ao processo de alerta (“estou aqui”), devido a suas características físicas (tonais simples, longas, com pequeno AF e bem espaçadas), e a segunda parte (trinados) à “mensagem” espécie-específica (“quem sou”). Apesar da pequena energia investida na primeira parte do canto de *T. musculus* podemos notar que algumas notas são tão intensas quanto aquelas dos trinados, enquanto outras notas são bem espaçadas e estão sempre com baixa energia. Se estas notas introdutórias estão ligadas de alguma forma ao processo de alerta é difícil de dizer com as informações disponíveis, mas dificilmente esta função deverá ser conferida a elas em cantos que possuem trinados tão variados e de grande intensidade.

Uma outra hipótese que poderia envolver tanto a produção dos trinados *pequenos*, que possuem a amplitude de frequência dentro de uma faixa mais grave que os *grandes*, quanto a das notas chiadas, que também são graves, é a de que o investimento em estruturas mais graves nas vocalizações indicaria um aumento da

agressividade do indivíduo. Morton (1977) chamou esta relação entre a estrutura física do som (mais ou menos grave) e o comportamento do indivíduo de “regra da motivação-estrutural”. Hope (1980) confirmou esta característica também para vocalizações de longa distância, e Hill e Lein (1987) recorreram a esta regra para supor que as respostas com cantos mais graves de *Parus atricapillus* a cantos de rivais estariam relacionadas ao aumento da agressividade dos indivíduos envolvidos num “duelo”.

A evolução da comunicação a longa distância ocorre sob as restrições ambientais (e.g. Holland et al. 2000). Algumas alterações que ocorrem nos sinais durante a transmissão são consideradas influenciadoras da evolução de várias estratégias de codificação e decodificação. Vários estudos apóiam a idéia de que estas estratégias são geralmente baseadas nas características que resistem à degradação, assim encerrando a transferência efetiva da informação relevante à distância (e.g. Brémond 1978, Brémond e Kreutzer 1986, Robisson et al. 1993, Dabelsteen e Pedersen 1985, 1988, 1992, 1993, Brémond e Aubin 1990, Robisson et al. 1993).

Antagonicamente, como visto atualmente por Mathevon (1998), o receptor poderia usar a degradação relativa entre notas subseqüentes para localizar com mais precisão o sinalizador (Morton 1982). Mas esta função de “alcance” (*ranging*) poderia ser codificada em parâmetros mais sensíveis às modificações causadas pela propagação, assim como a identidade individual e mesmo a motivação (Mathevon et al. 2004).

A importância de sílabas simples ou compostas nos trinados não está clara para o entendimento da comunicação de *T. musculus*; embora possamos dizer que pelo menos o timbre das notas dos trinados e o ritmo (chilreado) nos ajudam a reconhecer esta espécie no campo e assim devem funcionar também na comunicação entre indivíduos da espécie, mas dificilmente um indivíduo poderia ser diferenciado de outro apenas pela nossa audição.

Minhas observações de campo, somadas à teoria da transmissão de informação acústica a longa distância e da redundância, reforçam a importância e a independência dos trinados como os responsáveis pela transmissão da informação específica e individual entre indivíduos de *T. musculus*. A grande incidência, nos diferentes indivíduos, de trinados de maior duração, ou seja, aqueles com maior amplitude de frequência, somada ao fato destes terem mais chance de atingir uma maior distância de propagação no meio do que as sílabas introdutórias, por exemplo, torna-os principais “concorrentes ao posto” de transmissores da informação espécie-específica.

4.5 Considerações finais

Neste trabalho estudaram-se e descreveram-se a composição estrutural, a sintaxe e o grau de variação dos componentes dos cantos de *T. musculus* com o objetivo de avançar no entendimento das características do canto desta espécie. Além da necessidade de se comparar os resultados aqui apresentados com o de estudos feitos em outras populações de *T. musculus*, de preferência representativas das diferentes áreas da distribuição natural desta espécie, outras avaliações futuras poderiam contribuir para esclarecer quais são os parâmetros de reconhecimento específico, assim como qual a função das partes dos cantos para a espécie, indivíduo ou sexo, e como, ou se, a ave utiliza toda a complexidade existente em seu repertório na comunicação intraespecífica.

Um primeiro modo de começar esta investigação seria o desenvolvimento de um experimento que envolvesse o nível de resposta de *T. musculus* a cantos formados apenas pela primeira parte (frase introdutória) ou apenas pela segunda (trinados). Nesta pesquisa poderíamos verificar, por exemplo, qual a importância para *T. musculus* da presença de dois ou mais trinados, e da existência de trinados com sílabas simples e compostas, assim como testar o efeito da presença ou ausência dos chiados longos precedendo os trinados, ou seja, se haveria maior, menor ou nenhum aumento significativo da intensidade de resposta aos testes de chama-eletrônica.

Dependendo dos resultados adquiridos nesses testes poderíamos escolher quais parâmetros deveriam ser utilizados para um estudo de reconhecimento específico.

Uma outra importante avaliação bioacústica que pode ser feita com *T. musculus* é a de medir o tamanho do repertório desta espécie. Isto poderá nos ajudar a descobrir traços do comportamento do canto dessa espécie, como a diversidade de estruturas e de cantos e o grau de compartilhamento entre indivíduos, o que poderia nos auxiliar no planejamento de experimentos de chama-eletrônica, já que o compartilhamento ou não de cantos, por exemplo, poderia afetar o comportamento de resposta dos indivíduos (e.g. Ratcliffe e Weisman 1986, Geberzahn e Hultsch 2004). Paralelamente a esta investigação, poderíamos avaliar se os cantos dos indivíduos se transformam no decorrer do tempo ou se os indivíduos possuem um número fixo de cantos, imutáveis no decorrer da vida da ave.

A notável variação dentro dos cantos e entre os cantos dos indivíduos de cambaxirra parece não impedir o reconhecimento desses cantos pelos diferentes indivíduos desta espécie, assim como também não nos impede de identificá-la. Ao contrário do que descobriu Emlen (1972) com *P. cyanea*, as características mais conservativas de *T. musculus* parecem ser as que nos ajudam a reconhecer esta espécie, que são o ritmo de seus trinados, a variação da frequência no tempo e possivelmente o seu timbre. A parte introdutória do canto, com sua riqueza de estruturas acústicas, deve permitir a comunicação a curta distância entre machos e entre machos e fêmeas. Apesar da diversidade morfológica dos trinados, estes devem permitir a comunicação tanto intra- quanto inter-sexualmente, entre indivíduos que se encontram separados por uma longa distância, onde a maior quantidade de energia (em comparação com as sílabas introdutórias do canto) e a faixa de frequência otimizariam a transmissão do sinal específico.

5.0 CONCLUSÕES

- *Troglodytes musculus* possui em seus cantos uma organização sintática, canto dividido em duas partes, comum a todos os indivíduos. A primeira dessas partes apresenta estruturas com diferentes fenômenos acústicos como a bifonação, chiados, harmônicos densos e segmentos caóticos, e a segunda é formada por trinados com notas tonais complexas e maior quantidade de energia em relação à primeira parte.
- As duas partes formadoras dos cantos de *T. musculus* são sintaticamente aparentemente independentes uma da outra, ou seja, uma parte pode mudar a sua composição de sílabas sem que haja uma modificação correspondente na outra.
- Outros tipos sintáticos podem ser encontrados no cantos da população estudada, como a sintaxe um, intercalando as duas partes do canto, e a sintaxe dois, finalizando o canto.
- As características mais conservativas do canto de *T. musculus*, que são o ritmo e a variação da frequência no tempo de seus trinados e possivelmente o seu timbre, parecem ser as que melhor nos ajudam a reconhecer esta espécie auditivamente.
- A parte introdutória do canto não deve ser utilizada como um condutor de sinais específicos, entre machos territoriais que estejam separados um do outro por longas distâncias, por possuir estruturas mais suscetíveis à degradação provocada pelo canal sonoro.
- A primeira parte do canto deve permitir a comunicação a curta distância entre machos e entre machos e fêmeas.
- *T. musculus* possui diferentes tipos de trinados, que se diferenciam pelos diversos parâmetros analisados.

- Dois tipos de trinados são mais freqüentes e normalmente aparecem juntos, que são aqueles *longos*, que possuem maior amplitude de freqüência e maior duração, e os *curtos*, que apresentam menor amplitude de freqüência e menor duração.
- O trinado é a estrutura do canto de *T. musculus* que possui sílabas com maior quantidade de energia, redundância e uma faixa de freqüência que devem otimizar a transmissão do sinal específico.
- Os trinados são as estruturas do canto de *T. musculus* que possuem as características mais adequadas para a transmissão dos sinais específicos tanto intra- quanto inter-sexualmente por indivíduos que se encontram separados uns dos outros por uma longa distância.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AUBIN, T. e BRÉMOND, J.C. 1983. The process of species-specific song recognition in the Scylark *Alauda arvensis*. An experimental study by means of synthesis. *Z. Tierpsychol.* 61: 141-152.
- AYRES, M., AYRES, M.J., AYRES, D.L. e SANTOS, A.S. 2000. *Biostat 2.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Belém, PA: Sociedade Civil Mamirauá/MCT-CNPQ.
- BAUER, H.G. e NAGL, W. 1992. Individual distinctiveness and possible function of song parts of Short-toed Treecreepers (*Certhia brachydactyla*) – evidence from multivariate song analysis. *Ethology* 91(2): 108-121.
- BECKER, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (orgs.). *Acoustic Communication in Birds*. New York: Academic Press.
- BEEAMAN, K. 1998. Digital signal analysis, editing, and synthesis. In: Hopp, S.L., Owren, M. J. e Evans, C.S. (org.), *Animal acoustic communication, sound analysis and research methods*: 59-103. Springer-Verlag, Berlin e Heidelberg.
- BELETSKY, L., CHAO, S. E SMITH, D.G. 1980. An investigation of song-based species recognition in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* 73: 189-203.
- BORROR, D.J. 1965. Song variation in Maine Song Sparrows. *Wilson Bulletin* 77(1): 5-37.
- BORROR, D.J. 1968. Unusual songs in passerine birds. *Ohio J. Sci.* 68: 129-138.
- BRÉMOND, J.C. 1968. Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de defense territoriale du Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Behaviour* 66: 30-31.
- BRÉMOND, J.C. 1976. Specific recognition in the song of Bonelli's Warbler (*Phylloscopus bonelli*). *Behaviour* 58: 99-116.

- BRÉMOND, J.C. 1978. Acoustic competition between song of Wren (*Troglodytes troglodytes*) and songs of other species. *Behaviour* 65 (1-2): 89-98.
- BRÉMOND, J.C. 1986. Role of the carrier frequency in the territorial songs of Oscines. *Ethology* 73: 128-135.
- BRÉMOND, J.C. e KREUTZER, M. 1986. Comment le chant du troglodyte (*Troglodytes troglodytes*) emerge du bruit. *Behaviour* 98(1-4): 361-370.
- BRÉMOND, J.C. e AUBIN, T. 1990. Responses to distress calls by Black-headed Gulls, *Larus ridibundus*- the role of nondegraded features. *Animal Behaviour* 39:503-511.
- BROOKS, R.T. E FALLS, J.B. 1975c. Individual recognition by song in the White-throated Sparrows. III. *Can. J. Zool.* 53: 1749-1761.
- BRUMFIELD, R.T. e CAPPARELLA, A.P. 1996. Genetic differentiation and taxonomy in the House Wren species group. *Condor* 98: 547-556.
- BUSKIRK, J.V. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 755-761.
- CATCHPOLE, C.K. e SLATER, P.J.B. 1995. *Bird song, biological themes and variations*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- CHARIF, R.A., MITCHELL, S. e CLARK, W. 1995. *Canary 1.2 User's Manual*. Ithaca, N.Y.: Cornell Laboratory of Ornithology.
- COMITÉ BRASILEIRO de REGISTROS ORNITOLÓGICOS (2001) Resolução No 41 – Substituir *Troglodytes aedon* Vieillot [1809] por *Troglodytes musculus* Naumann, 1823, na lista principal de aves brasileiras. *Nattereria* 2: 63.
- DABELSTEEN, T. e PEDERSEN, S.B. 1985. Correspondence between messages in the full song of the Blackbird *Turdus merula* and meanings to territorial males, as inferred from responses to computerized modifications of natural song. *Z. Tierpsychol.* 69: 149-165.
- DABELSTEEN, T. e PEDERSEN, S.B. 1988. Do female Blackbirds, *Turdus merula*, decode song in the same way as males? *Animal Behaviour* 36(6): 1858-1869.

- DABELSTEEN, T. e PEDERSEN, S.B. 1992. Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by male Blackbird (*Turdus merula*). *Behaviour* 121: 259-287.
- DABELSTEEN, T. e PEDERSEN, S.B. 1993. Song-based species discrimination and behaviour assessment by female Blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour* 45: 759-771.
- DAVIS, L.I. 1972. *Birds of Mexico and Central America*. Austin and London: University of Texas Press.
- DOUTRELANT, C., AUBIN, T., HITIEN, S. e LAMBRECHTS, M.M. 1998. Two distinct song population of Blue Tit *Parus caeruleus* in the French Mediterranean. *Bioacoustics* 9(1): 1-16.
- EMLEN, S.T. 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour* 41: 130-171.
- ESPMARK, Y. e FONSTAD, T. 1983. Some remarks on the validity of the playback method. *Ibis* 125: 235-240.
- FALLS, J.B. 1963. Properties of bird song eliciting responses from territorial males. *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*: 259-271.
- FALLS, J.B. 1982. Individual recognition by sounds in birds. P.237-278. In: Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (orgs.). *Acoustic Communication in Birds*. New York: Academic Press.
- FALLS, J.B. 1992. Playback: a historical perspective. In: McGregor, P.K. (org.). *Playback and studies of animal communication*. New York e London: Plenum Press.
- FICKEN, M.S. e FICKEN, R.W. 1973. Effect of number, kind and order of song elements on playback responses of the Golden-winged Warbler. *Behaviour* 46: 114-128.
- GEBERZAHN, N. e HULTSCH, H. 2004. Rules of song development and their use in vocal interactions by birds with large repertoires. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76(2): 209-218.

- GERHARDT, H.C. 1998. Acoustic signals of animal: recording, field measurements, analysis and description. In: Stevem L. Hopp, Michael J. Owren, and Christophehr S. Evans (orgs.). *Animal acoustic communication: sound analysis and research methods*. Berlin, Heidelberg: Springer – Verlag. p. 1-25.
- GISH, S.L. e MORTON, E.S. 1981. Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina Wren songs. *Z. Tierpsychol.* 56:74-84.
- GREENEWALT, C.H. 1968. *Bird song: acoustics and physiology*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- HANSEN, P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* 27(4): 1270-1271.
- HARTSHORNE, C. 1956. The monotony-threshold in singing birds. *Auk* 73: 176-192.
- HELLMAYR, C.E. 1934. *Catalogue of Birds of the Americas - Part VII*. Chicago: Field Museum of Natural History. Volume XIII.
- HILL, B.G. e LEIN, M.R. 1987. Function of frequency-shifted songs of black-capped chickadees. *Condor* 89:914-915.
- HOLLAND, J., DABELSTEEN, T. e PARIS, C.A.L. 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour* 60: 463-470.
- HOPE, S. 1980. Call form in relation to function in the Steller's Jay. *American Naturalist* 116: 788-820.
- HORNE, B.V. 1995. Assessing vocal variety in the Winter Wren, a bird with a complex repertoire. *Condor* 97(1): 39-49.
- JOHNSON, L.S. e KERMOTT, L.H. 1990. Structure and context of female song in a North-temperate population of house wrens. *J. Field Ornithol.* 61(3): 273-284.
- JOHNSON, L.S. e KERMOTT, L.H. 1991. The functions of song in male House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* 116(3-4): 190-209.

- JOHNSON, L.S. e SEARCY, W.A. 1996. Female attraction to male song in House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* 133: 357-366.
- KROODSMA, D.E. 1973. Coexistence of Bewick's Wrens and House Wrens in Oregon. *Auk* 90: 341-352.
- KROODSMA, D.E. 1975. Song patterning in the Rock Wren. *Condor* 77: 294-303.
- KROODSMA, D.E. 1977. Correlates of song organization among North American wrens. *American Naturalist* 111(981): 995-1008.
- KROODSMA, D.E. 1980. Winter Wren singing behavior: a pinnacle of song complexity. *Condor* 82(4): 357-365.
- KROODSMA, D.E. 1981. Geographical variation and functions of song types in warblers (Parulidae). *Auk* 98: 743-751.
- KROODSMA, D.E., VIELLIARD, J.M.E. e STILES, F.G. 1996. Study of bird sounds in the Neotropics: urgency and opportunity. In: Kroodsma, D.E. e Miller, E.H. (orgs.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca e London: Cornell University Press. p. 259-280.
- KROODSMA, D.E. e VERNER, J. 1978. Complex singing behaviors among *Cistothorus wrens*. *Auk* 95:703-716.
- LAMBRECHTS, M.M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. In: Kroodsma, D.E. e Miller, E.H. (orgs.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca and London: Cornell University Press.
- LANYON, W.E. 1960. Relationship of the House Wren (*Troglodytes aedon*) of North America and Brown-Throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*) of Mexico. *Proc. 12th Int.Orn.Congr.* 450-458.
- LOVELL, S.F. e LEIN, M.R. 2004. Song variation in a population of Alder Flycatchers. *J. Field Ornithol.* 75(2): 146-151.
- MARLER, P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signal of birds. *Behaviour* 11: 13-39.

- MARTENS, 1996. Vocalization and speciation of Palearctic birds. In: Kroodsma, D.E. e Miller, E.H. (orgs.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca e London: Cornell University Press. p. 221-238.
- MATHEVON, N. 1998. Degraded temporal sound features as a function of distance and potential as cues for ranging in birds. *Bioacoustics* 9(1): 17-33.
- MATHEVON, N., AUBIN, T. e DABELSTEEN, T. 1996. Song degradation during propagation: importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology* 102: 397-412.
- MATHEVON, N. e AUBIN, T. 2001. Sound-based species-specific recognition in the Blackcap *Sylvia atricapilla* shows high tolerance to signal modifications. *Behaviour* 138(4): 511-524.
- MATHEVON, N., AUBIN, T., DABELSTEEN, T. e VIELLIARD, J.M.E. 2004. Are communication activities shaped by environmental constraints in reverberating and absorbing forest habitats? *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76(2): 259-263.
- MILLER, D.B. 1977. Two-voice phenomenon in birds: further evidence. *Auk* 94: 567-572.
- MORTON, E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109(956): 17-34.
- MORTON, E.S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist* 111: 855-869.
- MORTON, E.S. 1982. Grading, discreteness, redundancy, and motivation-structural rules. In: Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (orgs.), *Acoustic Communication in Birds*, v. 2. New York: Academic Press.
- MORTON, E.S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99: 65-86.

- MULLIGAN, J.A. 1963. A description of Song Sparrow song based on instrumental analysis. In: Sibley, C.G. (org.). *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.* Lawrence, Kansas: Allen Press. p. 272-284.
- NELSON, D.A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour* 106:158-182
- NELSON, D.A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor* 91: 120-130.
- PLATT, M.E. e FICKEN, M.S. 1987. Organization of singing in House Wrens. *J. Field Ornithol.* 58 (2): 190-197.
- PODOS, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51(2): 537-551.
- RATCLIFFE, L. e WEISMAN, R.G. 1986. Song sequence discrimination in the Black-Capped Chickadee (*Parus atricapillus*). *Journal of Comparative Psychology* 100(4): 361-367.
- REID, J.M., ARCESE, P., CASSIDY, A.L.E.V., HIEBERT, S.M., SMITH, J.N.M., STODDARD, P.K., MARR, A.B. e KELLER, L.F. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male Song Sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 68: 1055-1063.
- RICE, N.H., PETERSON, .T. e ESCALONA-SEGURA, G. 1999. Phylogenetic patterns in montane *Troglodytes* wrens. *Condor* 101: 446-451.
- RICHARDS, D.G. 1981. Estimation of distance of singing conspecifics by the Carolina Wren. *Auk* 98(1): 127-133.
- RICHARDS, D.G. e WILEY, R.H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115 (3): 381-399.
- RIDGELY, R.S. 1976. *A guide to the birds of Panama*. Princeton: Princeton University Press.

- RIDGELY, R.S. e TUDOR, G. 1989. *The birds of South America*. Austin: University of Texas Press.
- ROBISSON, P., AUBIN, T. e BRÉMOND, J.C. 1993. Individuality in the voice of the Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri* – adaptation to a noise environment. *Ethology* 94(4): 279-290.
- ROTHSTEIN, S.I. e FLEICHER, R.C. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. *Condor* 89: 1-23.
- SEARCY, W.A., MCARTHUR, P.D. e YASUKAWA, K. 1985. Song repertoire size and male quality in song sparrows. *Condor* 87: 222-228.
- SEARCY, W.A. e ANDERSSON, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507-533.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro. Editora Nova Fronteira.
- SKUTCH, A.F. 1953. Life history of the Southern House Wren. *Condor* 55:121-149.
- SKUTCH, A.F. 1960. *Life histories of Central American birds II: families Vireonidae, Sylviidae, Turdidae, Troglodytidae, Paridae, Corvidae, Hirundinidae and Tyrannidae*. Berkeley, California: Cooper Ornithological Society.
- SORJONEN, J. 1986. Factors affecting the structure of song and the singing behaviour of some northern european passerine birds. *Behaviour* 98: 286-304.
- STATSOFT 1999. *STATISTICA for windows* [computer program manual]. Tulsa, OK: Statsoft, Inc.
- THOMPSON, N.S.; LeDOUX, K. e MOODY, K. 1994. A system for describing bird song units. *Bioacoustics* 5(4): 267-279.
- THORPE, W.H. 1961. *Bird-Song: the biology of vocal communication and expression in birds (Experimental Biology 12)*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press,
- TUBARO, P.L. 1990. Song description of the House Wren (*Troglodytes aedon*) in two populations of eastern Argentina, and some indirect evidences of imitative vocal learning. *Hornero* 13: 111-116.

- TUBARO, B. 1991. Can *Troglodytes aedon* in Argentina mimic the songs of *Thryomanes*? *Condor* 93(2), 1991: 443-445.
- VERNER, J. (1975). Complex song repertoire of male Long-billed Marsh Wrens in eastern Washington. *Living Bird* 14: 263-300.
- WEARY, S.M., NORRIS, K.J. e FALLS, J.B. 1990. Song features birds use to identify individual. *Auk* 107: 623-625.
- WETMORE, A., PASQUIER, R.J. e OLSON, S.L. 1984. *The birds of the Republic of Panamá. Parte 4. Passeriformes: Hirundinidae (Swallows) to Fringillidae (Finches)*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- WILDEN, H., HERZEL, H., PETERS, G. e TEMBROCK, G. 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics* 9(3): 171-196.
- WILEY, R.H. e RICHARDS, D.G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 69-94.
- WILEY, R.H. e RICHARDS, D.G. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (orgs.), *Acoustic Communication in Birds, Vol. 2*. New York: Academic Press.
- ZARR, J.H. 1996. *Biostatistical analysis - Third edition*. New Jersey, USA: Prentice Hall, Inc.

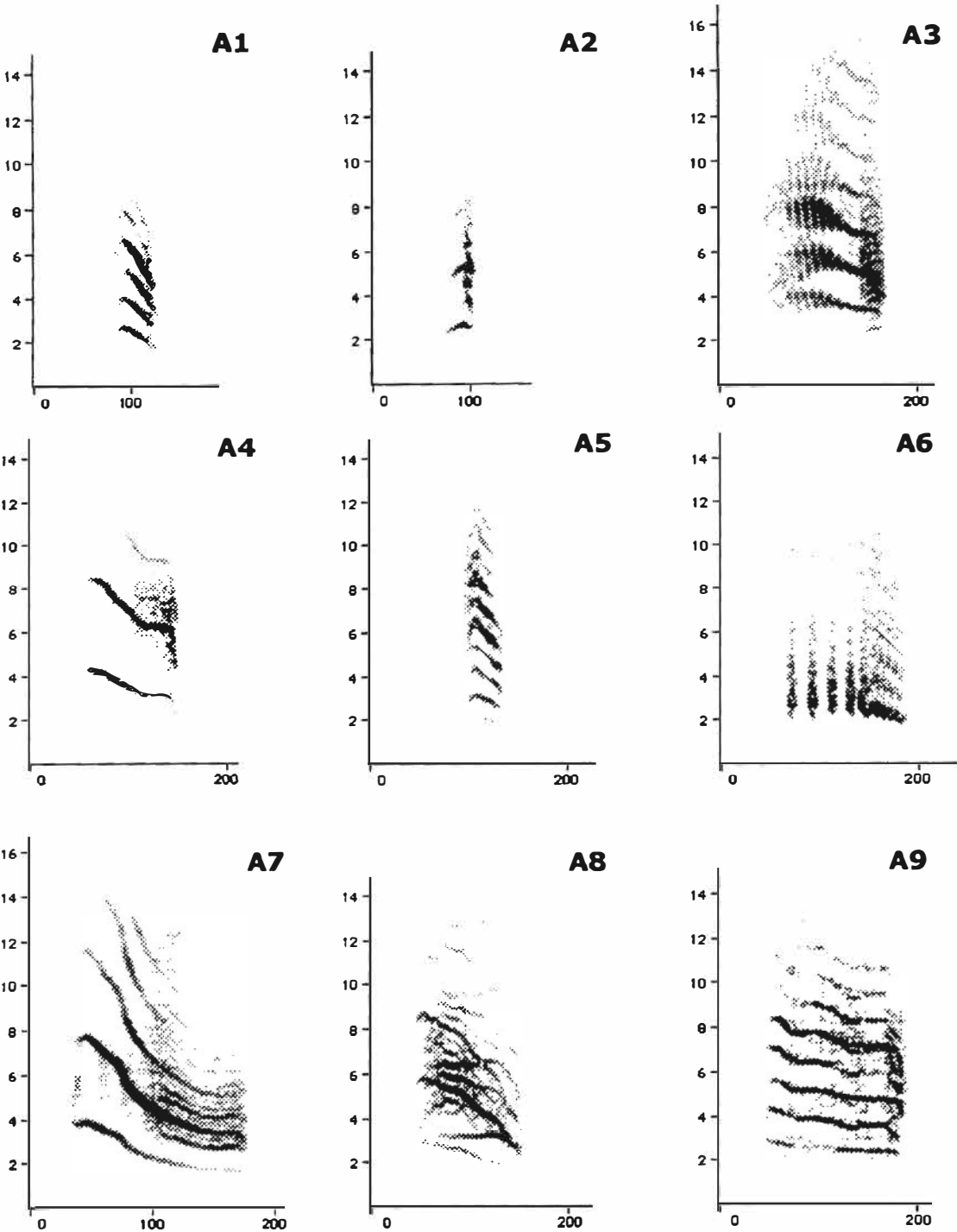
APÊNDICE 1

Legenda do CD de áudio com exemplos de cantos e sintaxe:

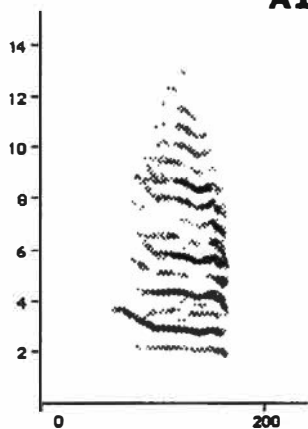
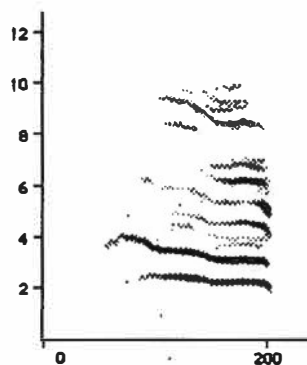
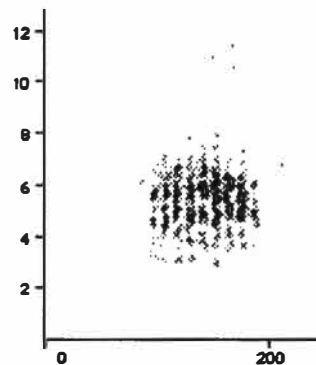
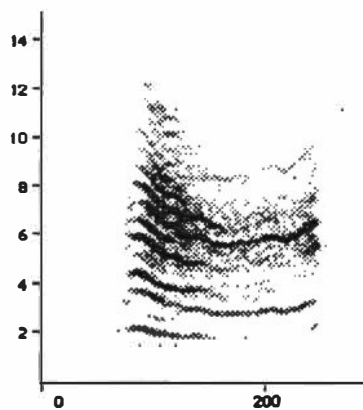
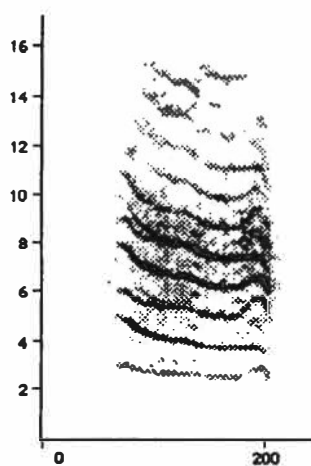
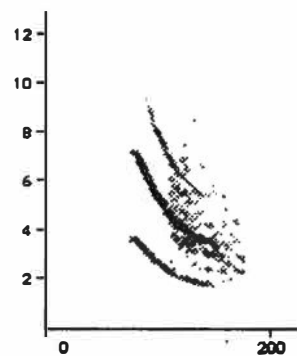
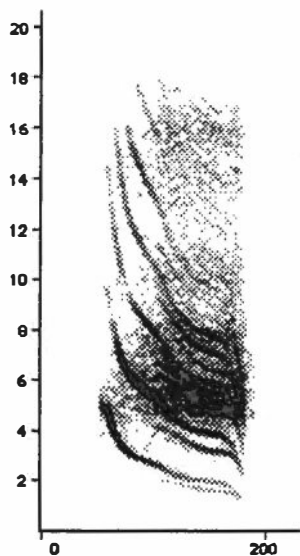
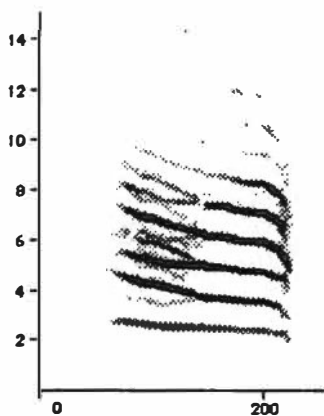
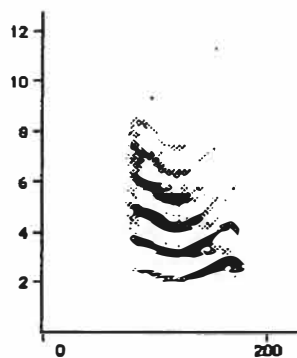
- FAIXA 1- indivíduo CCS17, quatro cantos apresentando chiado longo e apenas um trinado *curto*.
- FAIXA 2- indivíduo CCS22, quatro cantos apresentando chiado longo e dois trinados, um *longo* seguido por um *curto*.
- FAIXA 3- indivíduo CCS29, quatro cantos sem chiado longo e apresentando dois trinados *curtos*, porém o primeiro é mais grave que o segundo.
- FAIXA 4- indivíduo PU40, quatro cantos com chiado longo e trinado *curto* com uma forte (intensidade) finalizadora.
- FAIXA 5- indivíduo LL76, quatro cantos com chiado longo e um trinado *curto*.
- FAIXA 6- indivíduo CT48, quatro cantos sem chiado longo e apresentando trinados *longos* e sintaxe 2.
- FAIXA 7- indivíduo CT58, quatro cantos apresentando sintaxe 1, um trinado *longo* e um trinado *curto*.
- FAIXA 8- um dos cantos do indivíduo CT58 (FAIXA 7) a 25% da velocidade normal.
- FAIXA 9- sintaxe 1- quatro exemplos da s1 na seguinte ordem: CT58, PU31, HU24 e LL76.
- FAIXA 10- sintaxe 2- quatro exemplos da s2 na seguinte ordem: LE64, CCS17, PU31 e CT16.

APÊNDICE 2

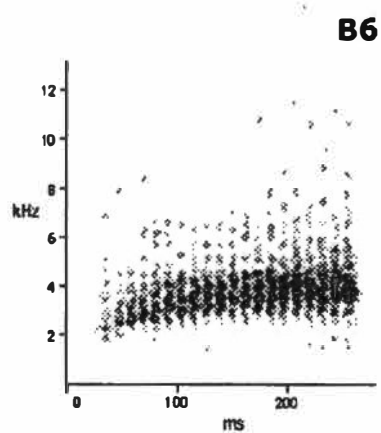
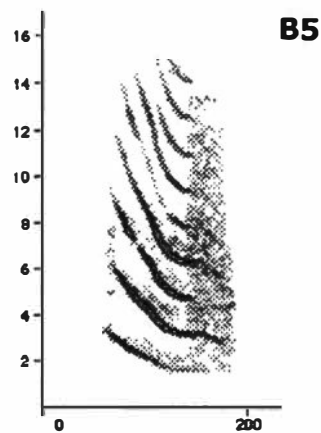
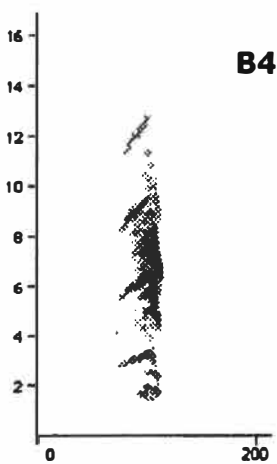
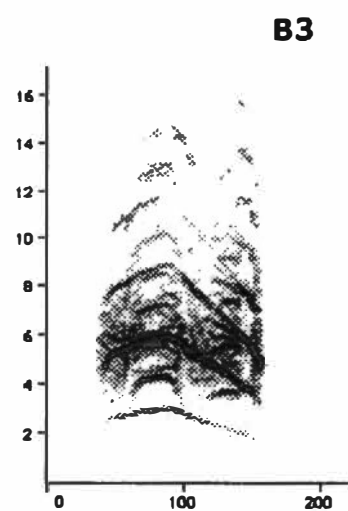
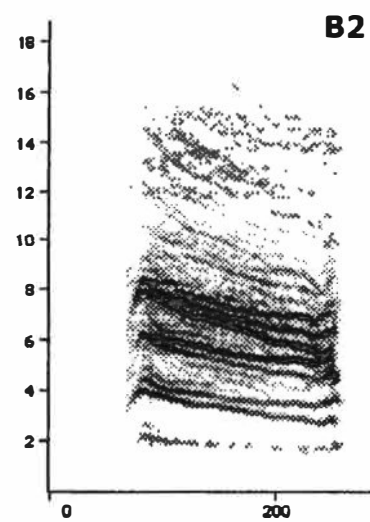
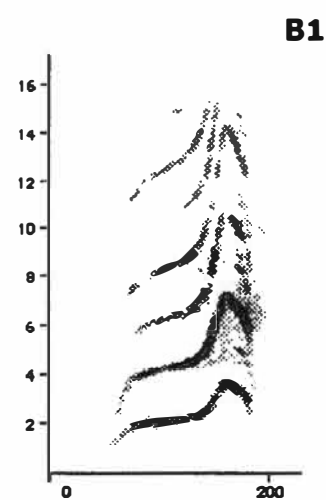
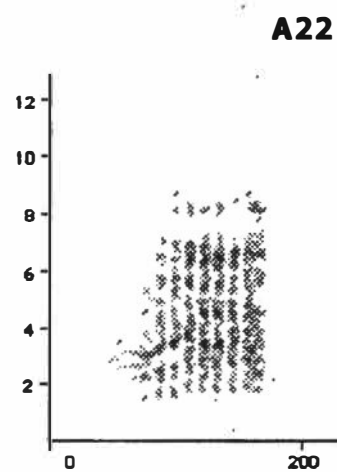
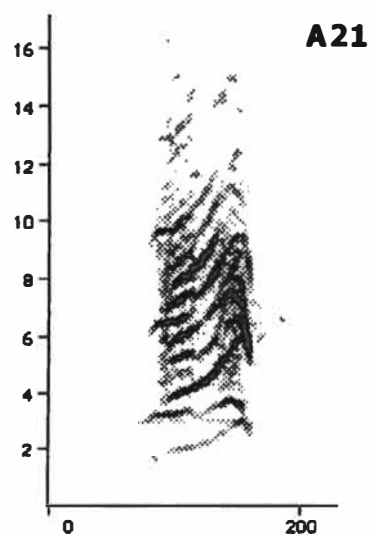
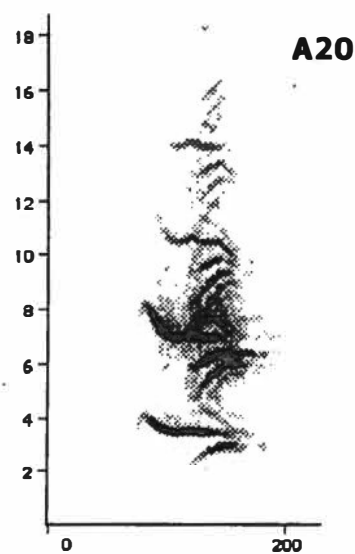
Catálogo dos tipos de sílabas encontrados nos cantos de uma população de *Troglodytes musculus* da Ilha do Fundão, Rio de Janeiro



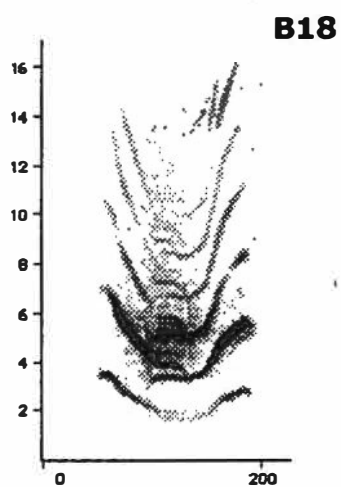
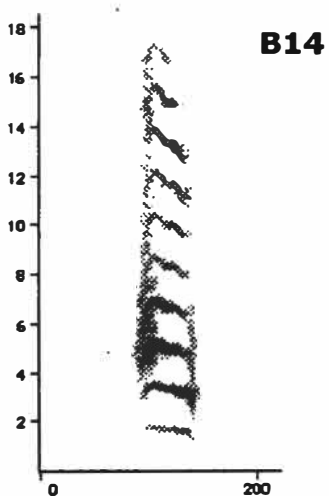
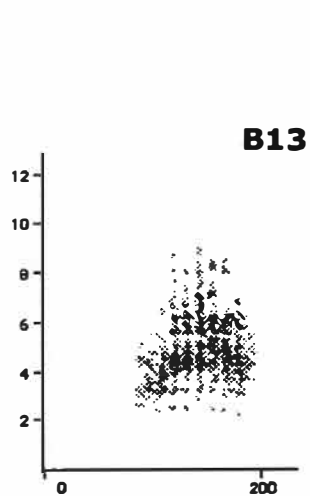
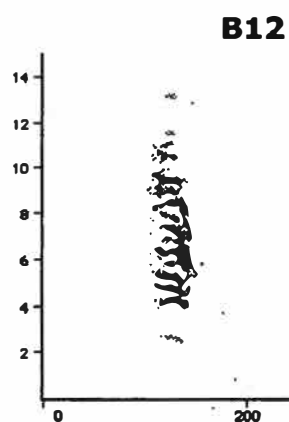
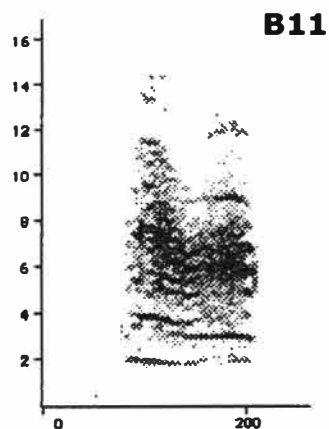
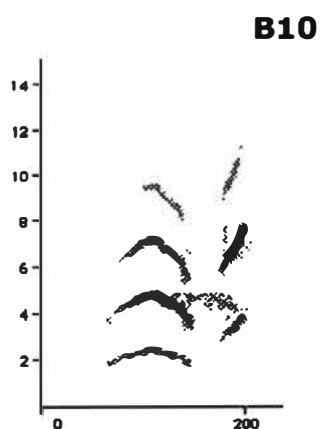
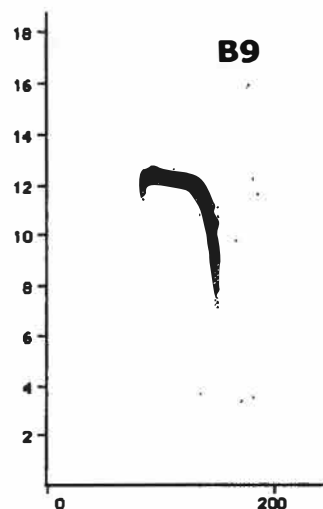
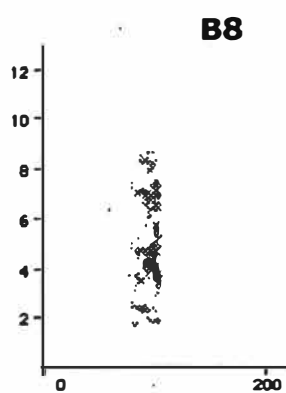
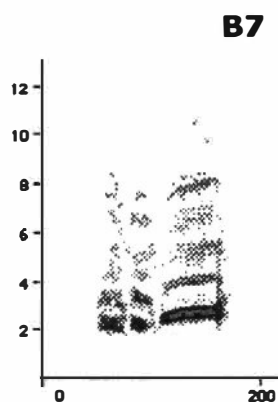
APÊNDICE 2: continuação.

A10**A11****A12****A13****A14****A15****A16****A17****A19**

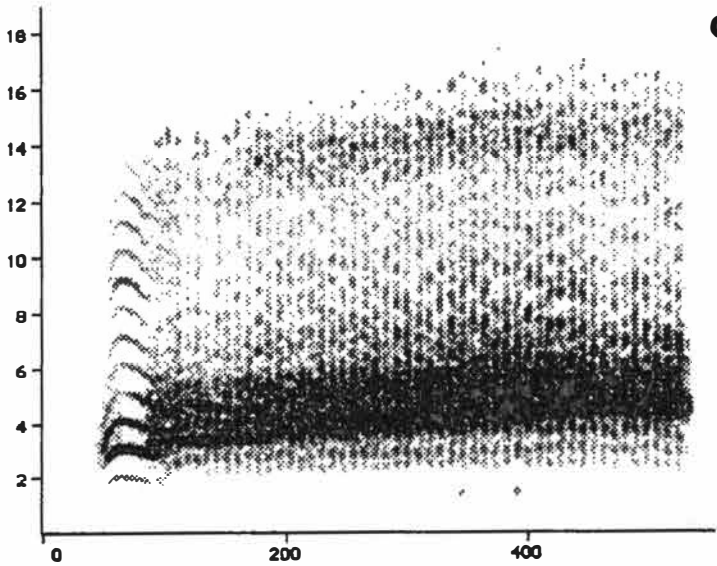
APÊNDICE 2: *contorno*



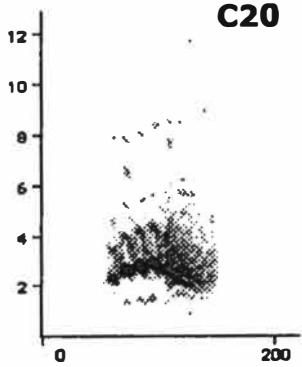
APÊNDICE 2: continuação.



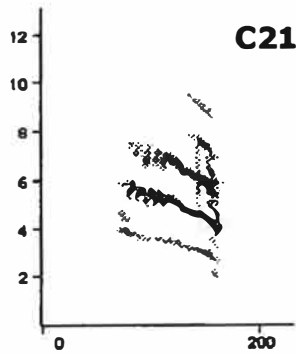
APÊNDICE 2: continuação.



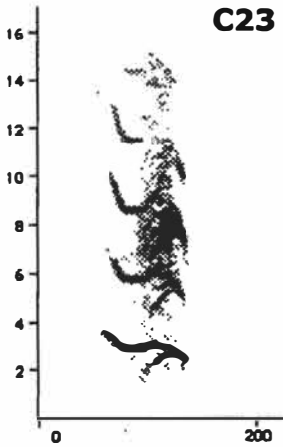
C19



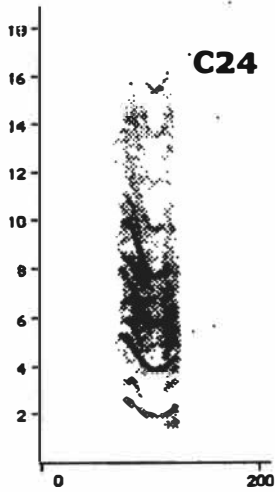
C20



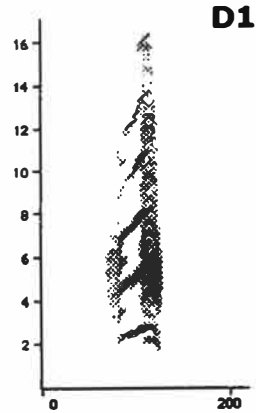
C21



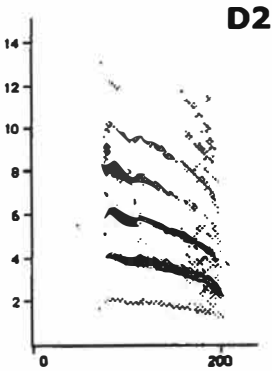
C23



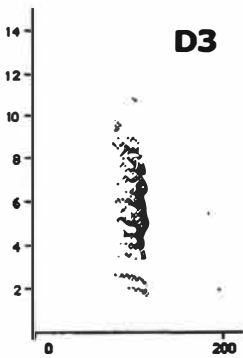
C24



D1



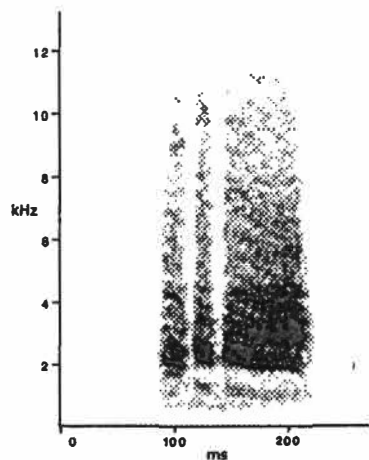
D2



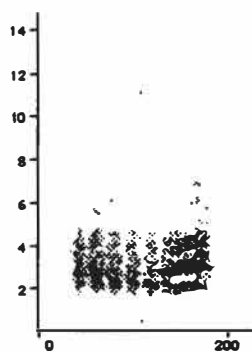
D3

APÊNDICE 2: continuação

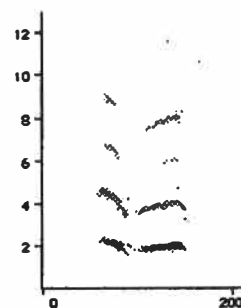
D4



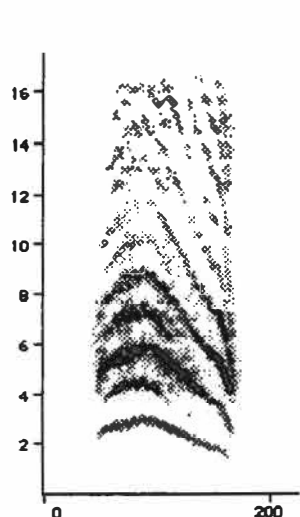
D5



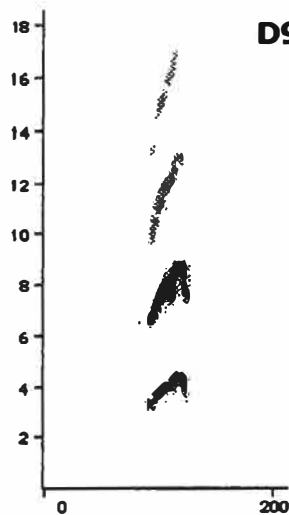
D7



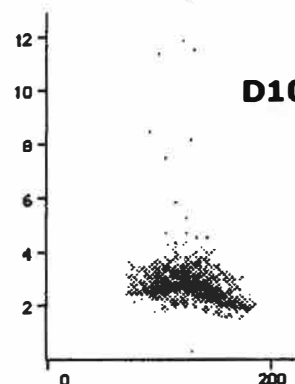
D8



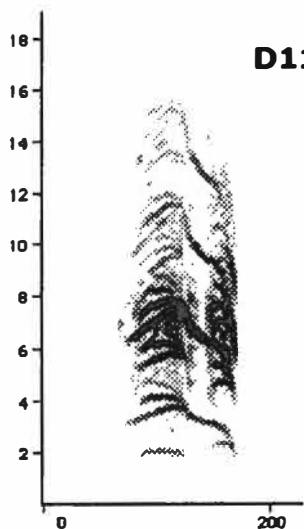
D9



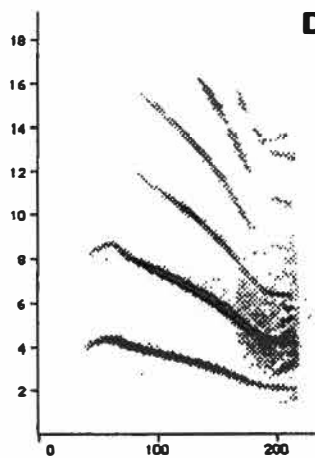
D10



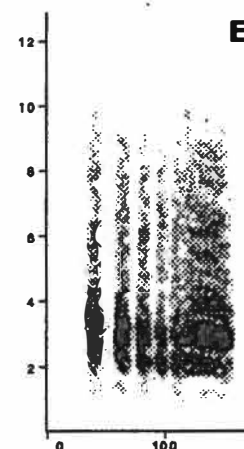
D11



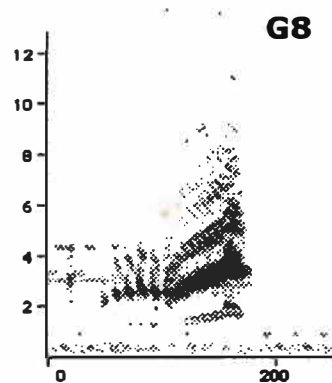
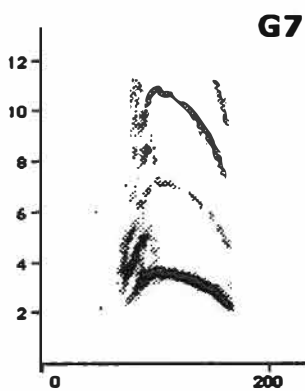
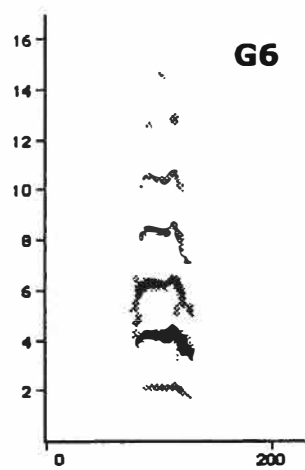
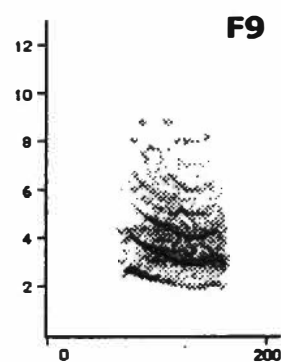
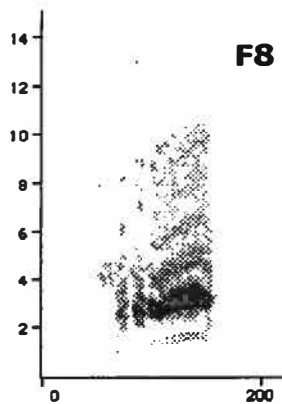
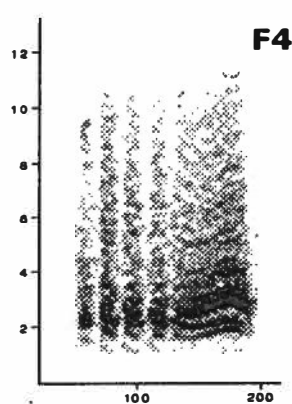
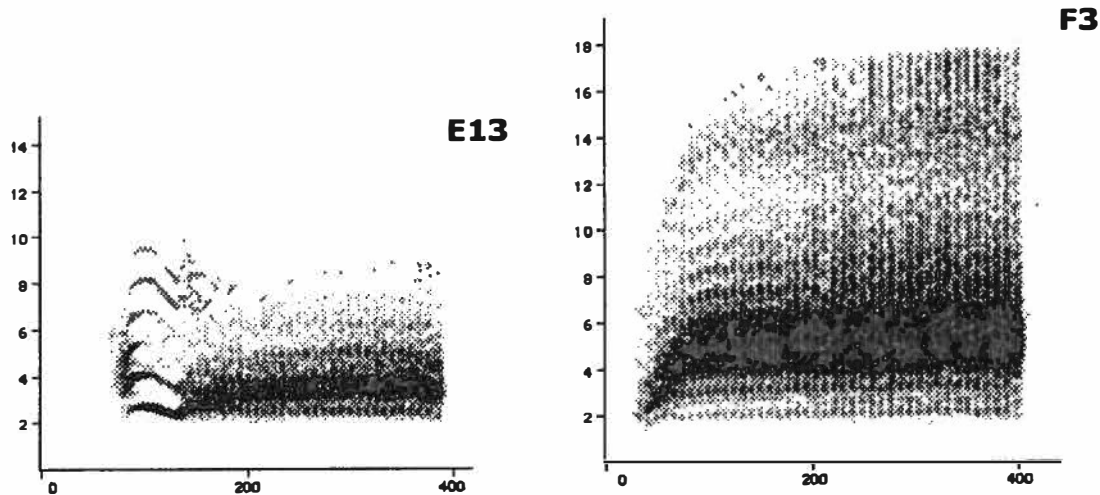
D14



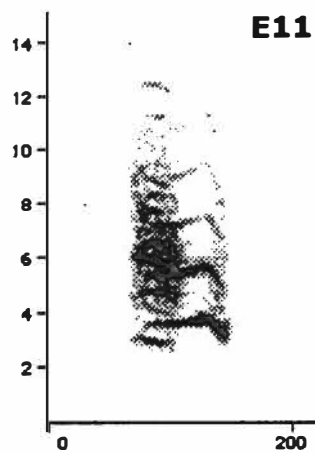
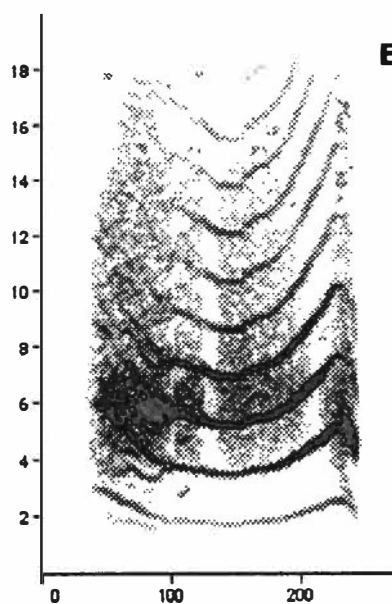
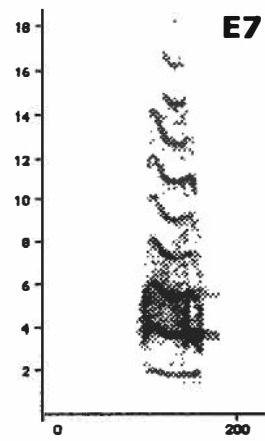
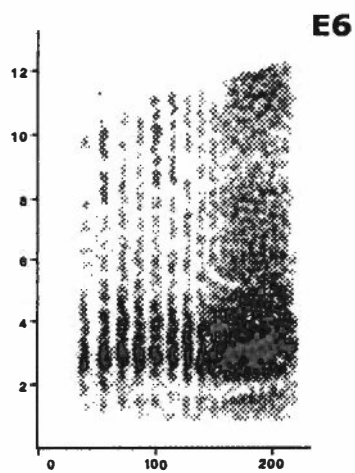
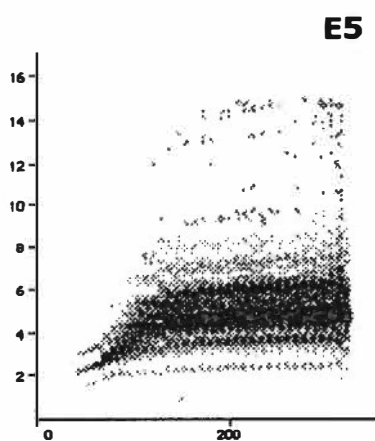
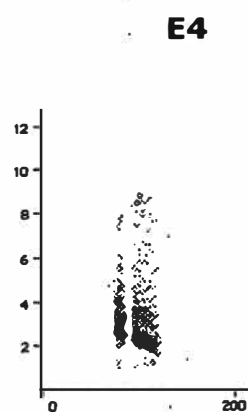
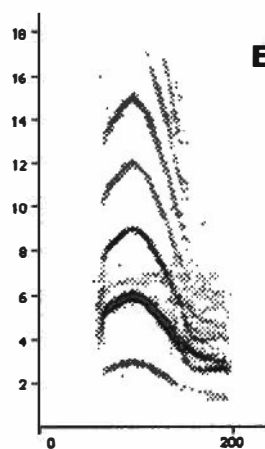
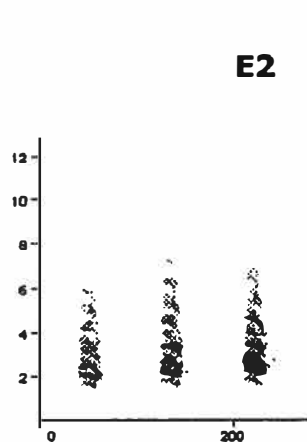
E1

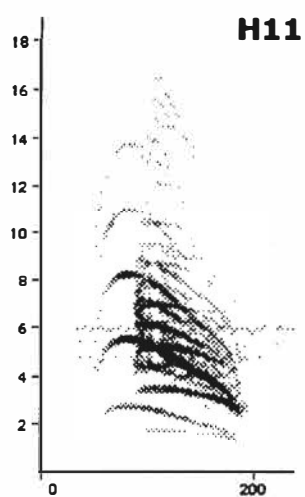
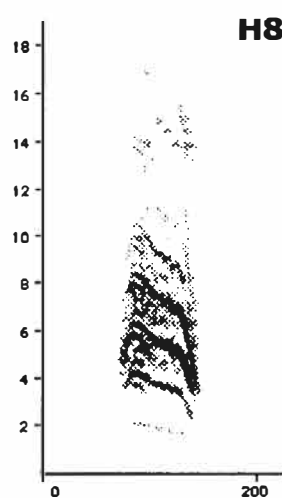
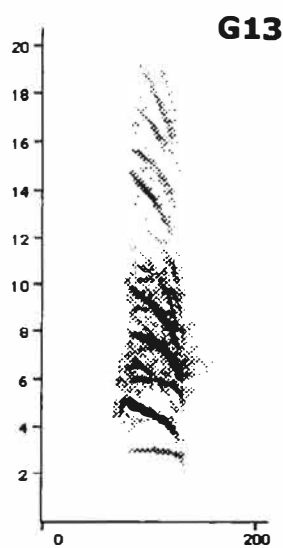
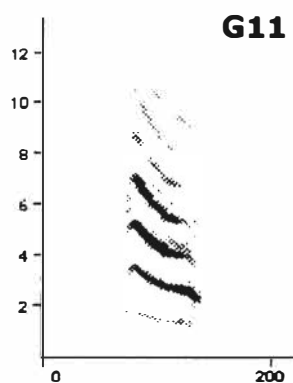


APÊNDICE 2: continuação.



APÊNDICE 2: continuação.



APÊNDICE 2: continuação.

APÊNDICE 3

Supressão, substituição e acréscimo de sílabas nos cantos

Tabela I: Sequência de cantos de CT51 mostrando a constância dos trinados, G9 e F7, e a alternância de sílabas da primeira parte do canto. As cores representam o surgimento de uma nova sílaba nos cantos.

Cantos	Sílabas em ordem de aparição em cada canto												
1		A3	A7	B3	C11	E2/8	E8	D4	F6/4	G9/3	F7'/6		
2		A3	A7	B3	C11	E2/4	E8	D4	F6/5	G9			
3		A3/2	A7	B3	C11	E2/8	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/7		
4		A3	A7	B3	C11	E2/7	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/6		
5		A3	A7	B3	C11	E2/7	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/7		
6		A3/2	B13		C11	E2/9	E8	D4	F6/4	G9			
7		A3	A7	B3	C11	E2/10	E8	D4	F6/5		F7'/2		
8			A7	B3	C11	E2/7	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/8		
9	E9	A3	A7	B3	C11	E2/7	E8	D4	F6/7		F7'/11		
10	E9	A3	A7	B3	C11	E2/8	E8	D4	F6/6	G9/3	F7'/8		
11	E9		A7	B3	C11	E2/8	E8	D4	F6/6	G9/3	F7'/8		
12	E9		B13		C11	E2/10	E8	D4	F6/6	G9/2	F7'/9		
13	E9		B13		C11	E2/8	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/7		
14	E9		B13		C11	E2/11	E8	D4	F6/6	G9/3	F7'/7		
15	E9		B13		C11	E2/8	E8	D4	F6/5	G9/3	F7'/6		
16	E9/2		B13		C11	E2/9	E8	D4	F6/5		F7'/9		
17	E9		B13		C11	E2/11	E8	D4	F6/6		F7'/13		
18	E9		B13		C11	E2/7	E8	D4	F6/5	G9/2	F7'/8		
19	E9		B13		C11	E2/11			C12 B14 C4	G9/2	F7/9		
20	E9		B13		C11	E2/6			C12 B14 C4	G9/2	F7/9		
21	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/10		
22	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/10		
23	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/11		
24	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/10		
25	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/10		
26	E9		B13		D14			D4/2		G9/2	F7/12		
27	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/11		
28	E9		B13		D14			D4/2		G9/2	F7/12		
29	E9		B13	C17	D14			D4/2		G9/2	F7/13		
30	E9		B13				E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/10	
31	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
32	E9		B13		D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
33	E9		B13		D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
34	E9		B13		D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
35	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
36	E9		B13		D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/12
37	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
38	E9			C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
39	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
40	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
41	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/12
42				C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
43				C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/10
44				C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/12
45	E9			C17	D14	B9	C16	E2/5	C12	B14	C4	G9/2	F7/12
46				C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/11
47	E9		B13	C17	D14	B9	C16	E2/3	C12	B14	C4	G9/2	F7/12
48	E9			C17	D14	B9	C16	E2/4	C12	B14	C4	G9/2	F7/11

APÊNDICE 3: continuação.

Tabela II: Sequência de cantos de CCS29 mostrando a mudança praticamente instantânea de um tipo de canto para outro, ou seja, há uma substituição dos trinados A18 e B15 por G1 e I3 junto com uma mudança das sílabas da primeira parte do canto. As cores representam o surgimento de uma nova sílaba nos cantos.

Cantos	Sílabas em ordem de aparição por canto							
1	E3	A3	E1	G13	E9	F4	A18	B15
2	E3		E1	G13	E9	F4	A18	B15
3	E3		E1	G13	E9	F4	A18	B15
4	E3		E1	G13	E9	F4	A18	B15
5	B1	E5	E1	G13	E9	F4	A18	B15
6	B1	E5	E1	G13	E9	F4	A18	B15
7	C16		E1	G13	E9	F4	A18	B15
8				D8	H8	F8	G1	I3
9		C16	D4	D8	H8	F8	G1	I3
10		C16	D4	D8	H8	F8	G1	
11		C16	D4	D8	H8	F8	G1	
12		C16	D4	D8	H8	F8	G1	
13	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
14	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
15	B20		C16	D4	D8	H8	F8	I3
16	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
17	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
18	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
19	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
20	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
21	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3
22	B20	A3	C16	D4	D8	H8	F8	I3

APÊNDICE 3: continuação.

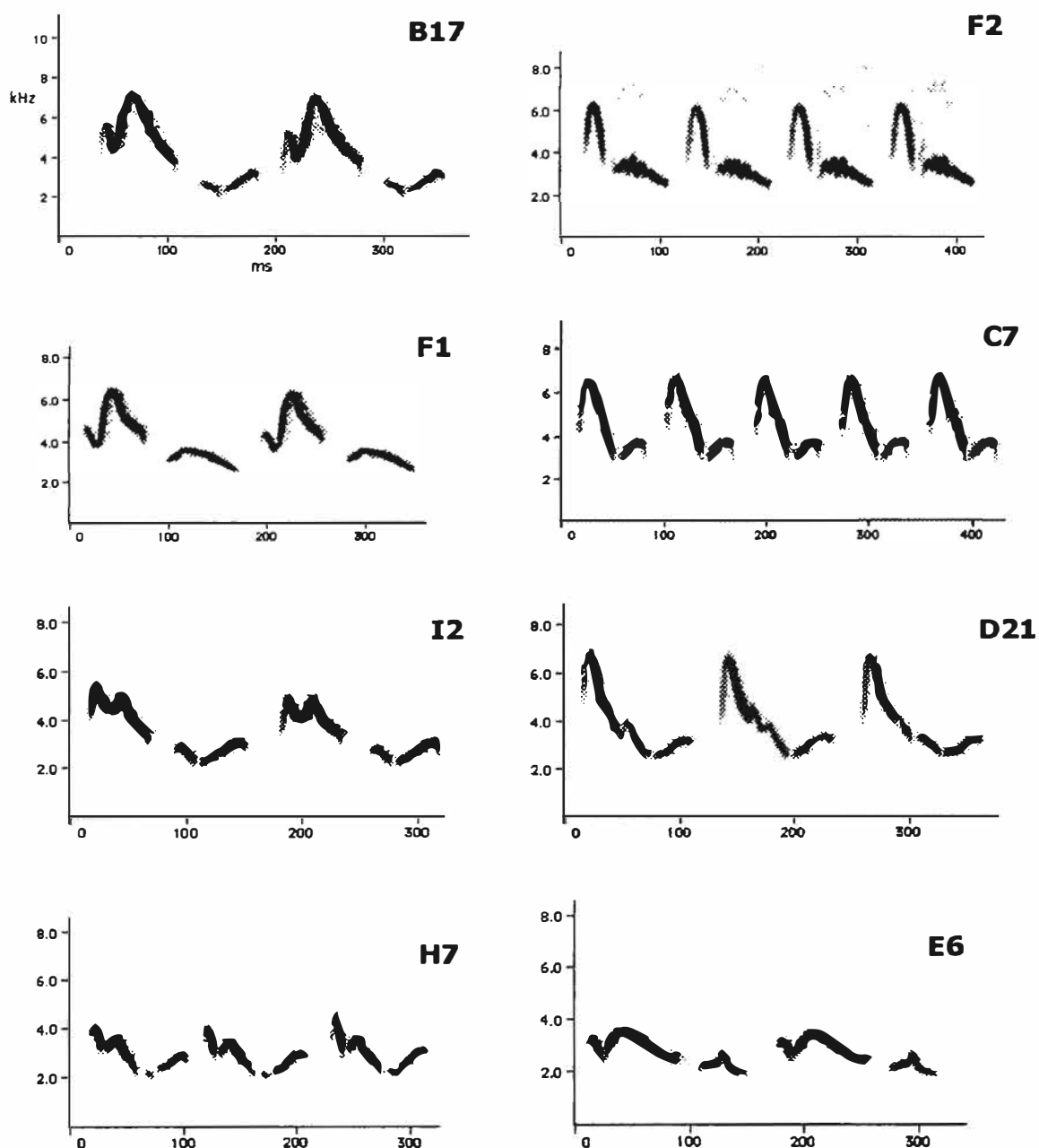
Tabela III: sequência de cantos de CCS22 mostrando a alternância dos trinados, F16 e F11 para B17 e F7, e a alternância de sílabas da primeira parte do canto independentemente dos trinados. As cores representam o surgimento de uma nova sílaba nos cantos.

Canto	Sílabas em ordem de aparição em cada canto						
1				C23	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(11)
2				C23	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(10)
3				C23	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(10)
4				C23(2)	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(11)
5				C23	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(11)
6					B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(11)
7				C23	B21	D4	F16.1(6),2(6) F11(11)
8					B21	D4	F16.1(5),2(5) F11(10)
9					B21	D4	F16.1(5),2(5) F11(11)
10				C23	B21	D4	F16.1(5),2(5) F11(10)
11		B20			B21	D4 (2)	F16.1(5),2(5) F11(11)
12		B20			B21	D4(2)	F16.1(5),2(5) F11(10)
13		B20			B21	D4(2)	F16.1(6),2(6) F11(10)
14		B20			C23	D4	F16.1(6),2(6) F11(10)
15		B20			C23	D4	F16.1(5),2(5) F11(9)
16		B20			C23	D4	F16.1(5),2(5) F11(10)
17		B20			C23	D4	F16.1(6),2(6) F11(9)
18		B20			C23	D4	F16.1(6),2(6) F11(10)
19		B20			C23	D4	F16.1(5),2(5) F11(10)
20		B20(2)			C23	D4(2)	F16.1(6),2(6) F11(10)
21		B20			C23	D4(2)	F16.1(5),2(5) F11(10)
22		B20			C23	D4	F16.1(5),2(5) F11(10)
23	A13	B9	B20	B9	A21	C23	D4 F16.1(5),2(5) F11(9)
24	A13(2)		B20(3)		A21		D4(2) F16.1(5),2(5) F11(10)
25			B20	D4	A21	C23	D4(2) F16.1(6),2(6) F11(10)
26			B20		A21(2)		D4(2) F16.1(7),2(7) F11(10)
27			B20		A21(2)	D4	B18 E5 F16.1(5),2(5) F11(10)
28			B20		A21	D4	B18 E5 F16.1(5),2(5) F11(11)
29			B20		A21	D4	B18 E5 F16.1(5),2(5) F11(10)
30			B20		A21(2)	D4(2)	B18 E5 F16.1(5),2(5) F11(10)
31			B20		A21(2)	D4(2)	B18 E5 B17.1(5), 2(4) F7.1(5)
32			B20		A21	D4(2)	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)
33			B20		A21(2)	D4	B18 E5 B17.1(5), 2(4) F7.1(5)
34			B20		A21	D4(2)	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)
35			B20		A21	D4(2)	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)
36					C23	D4	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)
37			B20		C23	D4(2)	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)
38			B20		C23	D4(2)	B18 E5 B17.1(4), 2(3) F7.1(5)

APÊNDICE 4

Trinados medidos

Figura 1: trinados *longos* que tiveram seus parâmetros medidos para o estudo do CV.



APÊNDICE 4: continuação.

Figura 2: trinados *curtos* que tiveram seus parâmetros medidos para a investigação do CV.

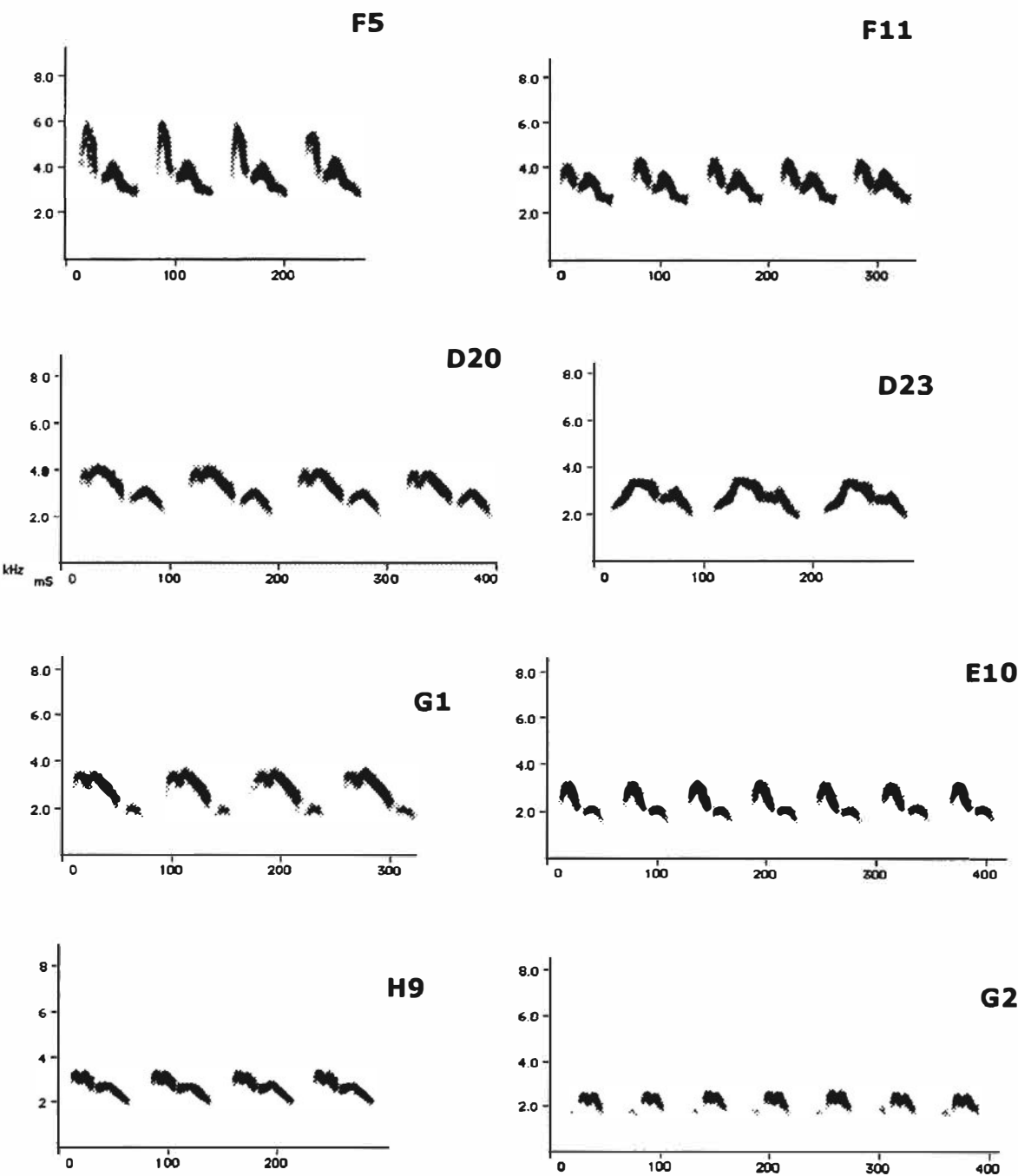
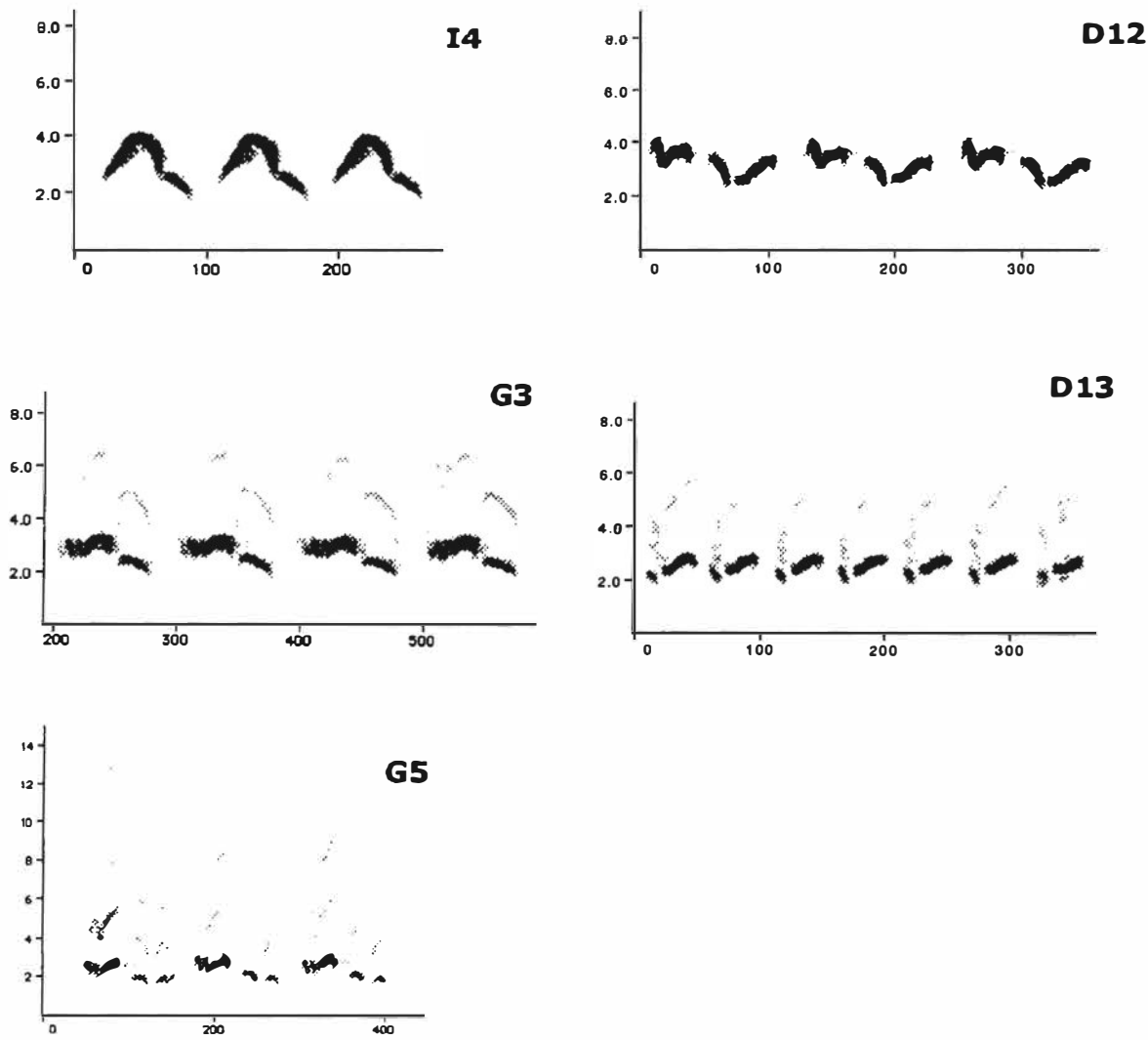


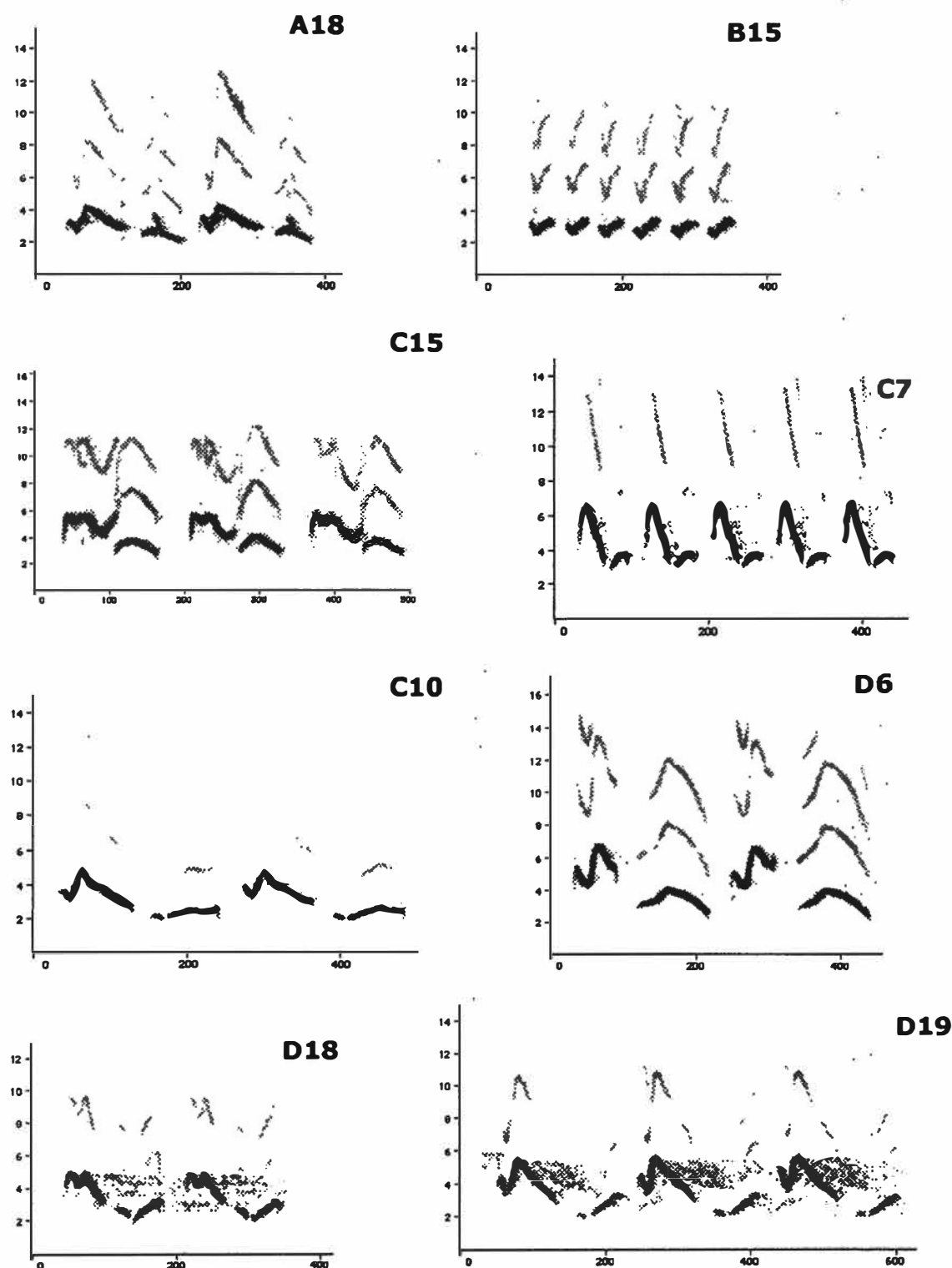
Figura 3: continuação.

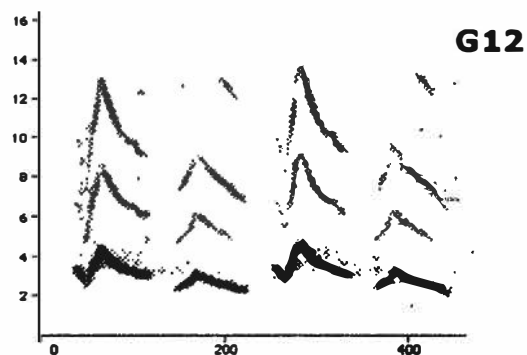
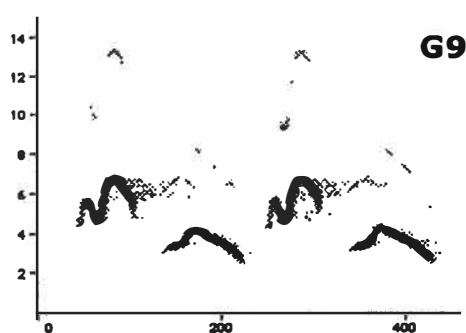
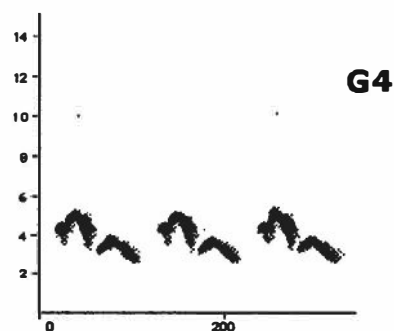
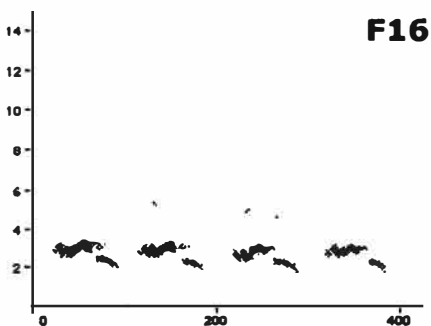
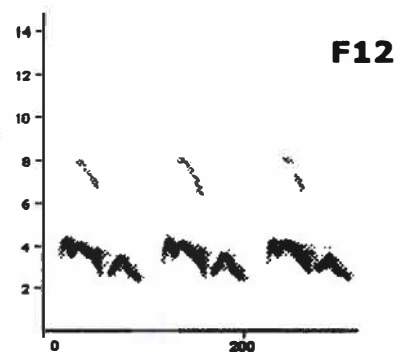
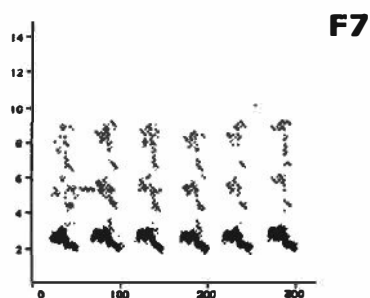
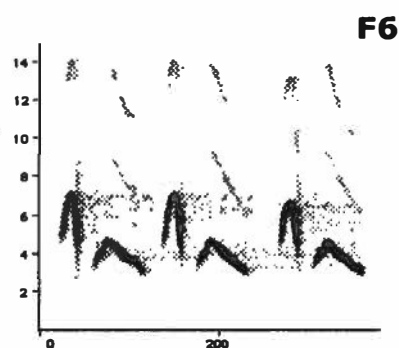
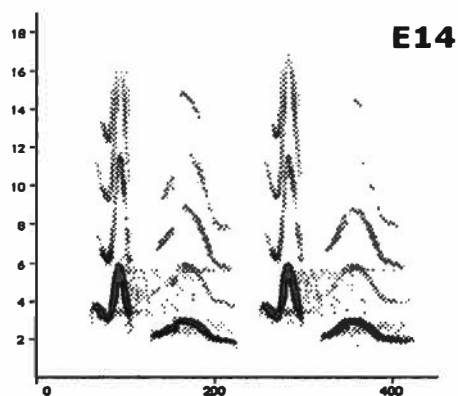


APÊNDICE 5

Outros trinados avaliados

Figura 1: trinados que não foram usados para a comparação dos coeficientes de variação.



APÊNDICE 5: continuação**Figura 2: continuação.**

APÊNDICE 5: continuação.

Figura 3: continuação.

